

P. 126 8 MARS 1976

annales
de
l'amélioration
des plantes

Bibliothèque de la
Station centrale de
BIOCLIMATOLOGIE
I. N. R. A.
Versailles

Trimestriel

1975

Vol. 25 . N° 3

inra

INSTITUT NATIONAL DE LA RECHERCHE AGRONOMIQUE

Ann. Amélior. Plantes, AAPLAS 25 (3) 233-364 (1975)

FR ISSN 0003-4053

AAP25.3

INSTITUT NATIONAL DE LA RECHERCHE AGRONOMIQUE

149, rue de Grenelle, 75007 PARIS Tél. : 551-41-09

Directeur général : R. FÉVRIER

Directeur général adjoint : J. POLY

Inspecteurs généraux : E. BIBLIOTTI, P. BOUVAREL, C. CALET, A. CAUDERON,
G. FAUCONNEAU, P. MORNET, R. PÉRO, J. REBISCHUNG

Rédaction des Annales

Pour l'ensemble des Séries : J. POLY

Annales agronomiques.

- J. CHAUSSIDON, Chef du Département de Science du Sol, C. N. R. A.
- L. GACHON, Chef du Département d'Agronomie, 63100 Clermont-Ferrand.
- M. HALLAIRE, Chef du Département de Bioclimatologie, C. N. R. A.

Annales de l'Amélioration des Plantes.

- M. RIVES, Chef du Département de Génétique et d'Amélioration des Plantes, I. N. R. A.,
11, rue Jean-Nicot, 75007 Paris.

Annales de Phytopathologie.

- J. PONCHET, Chef du Département de Pathologie végétale, 06602 Antibes.

Annales de Zoologie-Écologie animale.

- E. BIBLIOTTI, Inspecteur général de la Recherche agronomique.

Annales de Zootechnie.

- A.-M. LEROY, Professeur honoraire à l'Institut national agronomique.
- A. RÉRAT, Chef du Département de Nutrition, C. N. R. Z.

Annales de Technologie agricole.

- P. DUPUY, Chef du Département de Technologie des Produits végétaux, 21034 Dijon Cedex.
- A. GUILBOT, Directeur de la Station de Biochimie et Physico-Chimie des Céréales et de leurs Dérivés C. E. R. D. I. A., Le Noyer-Lambert, 91300 Massy.
- B. L. DUMONT, Directeur du Laboratoire de Recherches sur la Viande, C. N. R. Z.

Annales de Biologie animale, Biochimie, Biophysique.

- G. FAUCONNEAU, Inspecteur général de la Recherche agronomique.
- A. FRANÇOIS, Directeur de Recherche à l'I. N. R. A., Directeur du Centre national de Coordination des Études et Recherches sur la Nutrition et l'Alimentation.
- C. THIBAUT, Chef du Département de Physiologie animale, C. N. R. Z.

Annales des Sciences forestières.

- P. BOUVAREL, Inspecteur général de la Recherche agronomique, Chef du Département de Recherches forestières, C. N. R. F.
- J.-P. CHESNEAU, École nationale du Génie rural, des Eaux et des Forêts, 54000 Nancy.
- J. PARDÉ, Directeur de la Station de Sylviculture et de Production, C. N. R. F.

Annales de Génétique et de Sélection animale.

- P. MÉRAT, Directeur de la Station de Génétique factorielle, C. N. R. Z.
- B. VISSAC, Chef du Département de Génétique animale, C. N. R. Z.

Apidologie (Revue franco-allemande, co-édition I. N. R. A.-Deutscher-Imkerbund).

- J. LOUVEAUX, Directeur de la Station de Recherches sur l'Abeille et les insectes sociaux
91440 Bures-sur-Yvette.

Annales de Recherches vétérinaires.

- P. MORNET, Inspecteur général de la Recherche agronomique.
- P. LARVOR, Directeur de la Station de Physiopathologie de la Nutrition, Saint Genès Champanelle, 63110 Beaumont.

Annales d'Hydrobiologie.

- C. THIBAUT, Chef du Département de Physiologie animale, C. N. R. Z.
- J. LECOMTE, Chef du Département d'Hydrobiologie, C. N. R. A.

ADMINISTRATION ET SECRÉTARIAT DE LA RÉDACTION

Services des Publications de l'I. N. R. A., route de Saint-Cyr, 78000 VERSAILLES, Tél. : 950-75-22

annales
de
l'amélioration
des plantes

Trimestriel

1975

Vol. 25 . N° 3

INSTITUT NATIONAL DE LA RECHERCHE AGRONOMIQUE

Reproduction, même partielle, interdite sans autorisation des auteurs
et de l'Institut national de la Recherche agronomique
à l'exception des résumés

PRÉVISION DE LA VIGUEUR ET SÉLECTION DES PARENTS D'UNE VARIÉTÉ SYNTHÉTIQUE

A. GALLAIS

*Station d'Amélioration des Plantes fourragères, I. N. R. A.,
86600 Lusignan*

RÉSUMÉ

Deux voies principales pour aborder le problème de la prévision de la vigueur d'une variété synthétique particulière en fonction de caractéristiques relatives aux parents sont développées.

Dans la première voie des formules de prévision sont établies d'une part à partir de la structure génétique selon la relation d'identité, d'autre part à partir des effets des gènes. Les formules utilisant la valeur en autofécondation des parents et leurs aptitudes à la combinaison sont particulièrement discutées en tenant compte du degré de ploïdie. La notion d'aptitude à la synthèse (aptitude à donner de bonnes variétés synthétiques) d'un ou plusieurs parents est généralisée et reliée au problème de la prévision. Le cas particulier des variétés composites est envisagé.

Dans la deuxième voie, la prévision est abordée avec un point de vue statistique. Le problème est de trouver la meilleure équation de prévision à partir de la valeur en autofécondation des parents et de leur valeur en croisement. Le calcul des expressions théoriques du progrès génétique attendu par l'utilisation de différents prédicteurs a permis une étude numérique définissant le domaine d'efficacité de chaque prédicteur, selon la valeur des paramètres en cause.

En conclusion, les résultats théoriques obtenus sont confrontés aux résultats expérimentaux publiés sur ce problème. Quelques conséquences pour la stratégie de l'amélioration des plantes en sont déduites.

INTRODUCTION

A partir d'un nombre n de parents sélectionnés en vue de la création de variétés synthétiques, il serait possible de réaliser toutes les variétés, soit $2^n - (n + 1)$ pour $n > 1$, afin d'être sûr de détecter les meilleures. Cette méthode, que nous appellerons « sélection entre variétés synthétiques » (GALLAIS, 1974 c), serait donc d'un coût très élevé. Aussi est-il nécessaire de donner au sélectionneur quelques règles pour réduire fortement le nombre de variétés à étudier, tout en utilisant au maximum la variabilité génétique, c'est-à-dire avec le minimum de risque. Le problème est de prévoir la valeur de la génération commerciale à partir de quelques caractéristiques de parents, faciles à obtenir par le sélectionneur.

La seule formule de prévision qui ait été quelquefois utilisée est la formule dite de WRIGHT (GALLAIS, 1974 c ; KINMAN et SPRAGUE, 1945 ; KIESSELBACH, 1960 ; MOCHIZUKI, 1970 ; NEAL, 1935). En fait, S. WRIGHT (1922) énonce simplement que « a random bred stock derived from n inbred families will have $1/n$ less superiority over its inbred ancestry than the first cross or a random bred stock from which the inbred families might have been derived without selection ». C'est KINMAN et SPRAGUE (1945) avec l'hypothèse d'absence d'épistasie, qui en ont déduit la formule :

$$F_2 = \bar{C} - (\bar{C} - \bar{P})/k \quad (1)$$

où F_2 représente la valeur attendue de la 2^e génération d'une variété synthétique à k parents, $\bar{P}$ la moyenne des k lignées parentales (homozygotes) et $\bar{C}$ la moyenne des croisements possibles avec ces k lignées. Cette formule a depuis été adaptée au cas de variétés synthétiques réalisées avec des parents hétérozygotes (CORKILL, 1956 ; GALLAIS, 1967 ; A. J. WRIGHT, 1973). Dans ce cas, $\bar{P}$ représente alors la valeur moyenne des familles obtenues par autofécondation des k parents. Si les parents sont représentés par des populations en équilibre panmictique (cas de certaines variétés dites composites), la formule (1) est encore valable et $\bar{P}$ représente alors la valeur moyenne des populations. Les conditions de validité de la formule de WRIGHT sont en fait : *diploïdie*, *absence d'épistasie*, et *panmixie* dans la production de la 2^e et autres générations de multiplication. L'autostérilité des parents n'a pas d'influence (GALLAIS, 1970). Si la 1^{re} génération est obtenue par panmixie, cette formule donne une expression de la valeur de cette génération quelle que soit la situation génétique.

BUSBICE (1970) a proposé une approche plus générale du problème de la prévision de la vigueur des variétés synthétiques : elle consiste à exprimer la vigueur sous forme d'une fonction linéaire du coefficient de consanguinité. Plus généralement encore, on peut *a priori* chercher à relier la vigueur à la structure génétique (DESSUREAUX et GALLAIS, 1971 ; GALLAIS, 1971 a et b). Mais, le choix d'un ensemble de paramètres pour la prédiction doit dépendre des effets génétiques. Quelle que soit la formule de prédiction, il faudra aussi tenir compte de la variation environnementale.

Dans cet article nous envisagerons différentes approches possibles des formules de prévision d'abord dans le cas d'un modèle à *effets fixes* (connus) puis dans le cas d'un modèle à *effets aléatoires* considérant à la fois la variation génétique et la variation due au milieu. Nous chercherons à prévoir la valeur de la variété synthétique à l'équilibre Syn e en fonction de la valeur moyenne de familles faciles à obtenir par le sélectionneur, essentiellement : croisements et autofécondations des parents. L'effet de l'autoploïdie sera précisé.

VALEUR DE LA PRÉVISION A PARTIR DE LA STRUCTURE GÉNÉTIQUE

1. — Sur l'absence de relation directe entre vigueur et structure

En l'absence de sélection, avec des parents consanguins ou non, issus d'une population en équilibre panmictique, nous avons montré dans différentes études comment la valeur attendue des variétés synthétiques à k parents peut être reliée

à quelques paramètres de la structure génétique (GALLAIS, 1967, 1968, 1970, 1971 *a* et *b*). De telles études étaient relatives à la valeur moyenne de l'ensemble des variétés synthétiques à k parents qu'il est possible de faire à partir d'une population. Leurs conclusions ne sont donc pas directement extrapolables au cas d'une variété synthétique particulière.

Deux études de GALLAIS (1974 *a* et *b*) montrent l'absence de relation directe entre la structure à un locus (selon la relation d'identité) et la vigueur d'une variété synthétique particulière à une génération m donnée. Pour les diploïdes, avec l'épistasie limitée au type additive $\times$ additive, nous avons montré que, avec $m \geq 1$:

$$\text{Syn } m = \text{Syn } e + 4 G_m E(\xi_{ij})$$

où G_m est la probabilité que 2 gènes non homologues i et k soient dépendants par la relation de lien (GALLAIS, 1974 *a*) ($G_m = 1/2 (1 - c)^{m-1}$, c étant la valeur du taux de recombinaison). $E(\xi_{ij})$ est la valeur attendue des interactions entre les gènes i et k dans la $\text{Syn } 1$.

De même pour les autopolyploïdes, en l'absence d'épistasie, et avec des interactions interalléliques limitées au 1^{er} ordre, nous avons montré que, avec $m \geq 1$:

$$\text{Syn } m = \text{Syn } e + v(2v - 1) \Gamma_m E(\beta_{ij})$$

où v est le niveau de ploïdie ($v = 2$ pour les tétraploïdes), Γ_m est la probabilité que 2 allèles soient dépendants par la relation de recombinaison gamétique (GALLAIS, 1974 *b*), $E(\beta_{ij})$ est la valeur attendue des interactions entre 2 allèles au niveau de la $\text{Syn } 1$.

Les paramètres G_m et Γ_m évoluent en même temps que la structure génétique caractérisée par l'arrangement des gènes à un locus ou à plusieurs loci (dans le cas d'épistasie), mais leur relation avec la structure n'est pas directe. Aussi pour montrer l'intérêt possible de la structure génétique, nous proposons une autre approche.

2. — Valeur de prévision de la structure génétique selon la relation d'identité

Chez les diploïdes, du point de vue de la relation d'identité, il y a seulement 2 classes de loci : ceux où les 2 allèles sont identiques par descendance et ceux où ils ne le sont pas. Soit à un locus s , y_0^s la valeur moyenne de la première classe et y_1^s celle de la seconde. A une génération m , en l'absence d'épistasie :

$$\begin{aligned} \text{Syn } m &= (1 - F_m) \sum_s y_{1_m}^s + F_m \sum_s y_{0_m}^s = \sum_s y_{1_m}^s - F_m \sum_s (y_{1_m}^s - y_{0_m}^s) \quad (2) \\ &= b_{0_m} + b_{1_m} F_m \end{aligned}$$

De même chez les tétraploïdes, en l'absence d'épistasie, représentant par y_0^s , y_1^s , y_2^s , y_3^s , y_4^s la valeur moyenne des 5 classes d'identité au locus s , (nulliplex, simplex, duplex, trigénique, tétr agénique) et par P_0 , P_1 , P_2 , P_3 , P_4 , les probabilités des états correspondants :

$$\text{Syn } m = P_{0_m} \sum_s y_{0_m}^s + P_{1_m} \sum_s y_{1_m}^s + P_{2_m} \sum_s y_{2_m}^s + P_{3_m} \sum_s y_{3_m}^s + P_{4_m} \sum_s y_{4_m}^s \quad (3)$$

Les expressions (2) et (3) montrent clairement que dans le cas général, la vigueur d'une variété particulière n'est pas une fonction linéaire de la structure, du fait que la valeur moyenne des associations change avec la génération, en même temps que change leur fréquence. Pour faire apparaître l'effet direct de la structure en l'absence d'épistasie, nous écrirons que pour un génotype d'une génération m , la contribution d'un locus s , est égale à un effet moyen de la structure, U , (estimée par la moyenne des génotypes tous dans le même état d'identité) plus une déviation, z , due aux gènes présents. Ainsi pour les diploïdes, pour un génotype ayant 2 allèles identiques (état 0) nous écrirons :

$$y_{ii}^s = U_0^s + z_{ii}^s \quad \text{avec} \quad U_0^s = \sum_i p_i y_{ii}^s$$

p_i étant la probabilité de l'allèle i dans la variété synthétique, et pour un génotype avec 2 allèles non identiques (état 1) ;

$$y_{ij}^s = U_1^s + z_{ij}^s \quad U_1^s = \sum_{i,j \neq i} p_i p_j y_{ij}^s$$

Il en résulte que :

$$\bar{y}_{0m}^s = U_0^s \quad \text{et} \quad \bar{y}_{1m}^s = U_1^s + \bar{z}_{1m}^s$$

avec d'après la définition de U_1 , $\bar{z}_{1e}^s = 0$. (e signifiant équilibre = association au hasard des allèles).

Les quantités z ne sont affectées que par les effets de dominance. En effet, il est possible d'écrire :

$$\begin{aligned} \bar{y}_{1m}^s &= \mu + \bar{a}^s + \bar{d}_{1m}^s \\ U_1^s &= \mu + \bar{a}^s + \bar{d}_{1e}^s \end{aligned}$$

où $\bar{a}$ représente la moyenne des effets additifs, $\bar{d}_1$ la moyenne des effets de dominance de l'état 1, pour la synthétique considérée ; (les effets génétiques étant définis dans une population panmictique de référence, hypothétique, de moyenne μ).

Ainsi :

$$\bar{z}_{1m}^s = \bar{d}_{1m}^s - \bar{d}_{1e}^s$$

En sommant sur les s loci en cause, nous représenterons par U , Z les sommes respectivement relatives à U^s , $\bar{z}^s$.

La relation (2) devient alors :

$$\text{Syn } m = \{U_1 - F_m(U_1 - U_0)\} + Z_{1m}(1 - F_m) \quad (4)$$

S'il est possible de supposer Z_1 voisin de zéro la vigueur sera reliée linéairement au coefficient de consanguinité F . De même chez les tétraploïdes, définissant les valeurs U_0 , U_1 , U_2 , U_3 , U_4 et Z_1 , Z_2 , Z_3 , Z_4 la vigueur ne sera reliée linéairement aux paramètres de structure selon la relation d'identité que si $Z_1 \sim Z_2 \sim Z_3 \sim Z_4 \sim 0$. Ce sont les valeurs des Z qui détermineront le biais dans la prévision de la vigueur sur la base de la structure selon la relation d'identité.

Il reste alors à fixer dans quelles conditions les valeurs Z peuvent être considérées très faibles. En dehors du cas extrême où il n'y aurait aucune variabilité des effets de dominance, les valeurs Z seront strictement nulles pour des *parents*

complètement homozygotes (quelles que soient leurs relations de parenté et aussi quelle que soit la ploïdie). Dans ce cas pour les diploïdes, par exemple, d'après la définition de U_1 , $Z_{1m} = U_{1e}$ (à condition toutefois qu'il n'y ait pas de phénomène de sélection). Dans les autres cas la valeur de Z , dépendra de l'écart entre $\sum_s \bar{d}_{1m}^s$ et $\sum_s \bar{d}_{1e}^s$.

Si la sélection n'a pas été trop forte, la sommation sur les s loci fera intervenir des effets positifs et des effets négatifs qui pourront se contrebalancer. A un locus donné l'écart entre $\bar{d}_{1m}^s$ et $\bar{d}_{1e}^s$ dépendra de l'écart entre la moyenne des effets de dominance d_1 chez les parents (Syn 0) et la moyenne des effets de dominance chez les croisements. Pour les autopolyploïdes, en limitant les interactions entre allèles au premier ordre, les valeurs Z seront aussi voisines de zéro si les interactions entre allèles non identiques ont la même valeur moyenne chez les parents et chez les croisements. En présence d'interactions d'ordre plus élevé avec des gènes d'un parent, de deux parents, de trois... (selon l'ordre) il suffit que les moyennes soient très voisines. Ainsi, s'il y a un grand nombre de parents les valeurs Z tendront vers zéro. Chez les autopolyploïdes, pour un nombre de parents donné, limité, les interactions d'ordre élevé biaiseront plus la prévision que les interactions d'ordre plus faible. Un haut degré de sélection des parents entraînera aussi des valeurs de Z non nulles.

Nous avons considéré jusqu'ici l'absence d'épistasie. Cette approche pourrait être étendue au cas d'épistasie, en considérant par exemple les paramètres qui décrivent la structure génétique à un ensemble de paires de loci (GALLAIS, 1971 *b*; 1974 *a*).

3. — Le choix d'une équation de prévision

Si les conditions de linéarité sont satisfaites, (absence d'épistasie et autres) Syn m peut être estimée par

$$\text{Syn } m = b_0 + \mathbf{b}' \mathbf{S}_m \quad (5)$$

Dans cette expression les éléments b_i du vecteur $\mathbf{b}'$ sont les différentes valeurs U moins une et $\mathbf{S}_m$, le vecteur structure, contient les probabilités associées aux états considérés dans $\mathbf{b}'$.

Si les conditions de linéarité ne sont pas satisfaites, l'équation (5) peut encore avoir une certaine valeur statistique, mais les coefficients $\mathbf{b}'$ perdent leur signification génétique. On recherchera alors le nombre minimum de paramètres expliquant les variations de vigueur pour le matériel considéré; les données pourront être transformées pour améliorer la prévision. Cette approche généralise celle de BUSBICE (1970) qui n'avait considéré que le coefficient de consanguinité comme paramètre de la structure.

Pour estimer les coefficients de l'équation (5) plusieurs générations seront nécessaires selon le nombre de paramètres retenus dans $\mathbf{b}'$, 2 avec 1 paramètre, 3 avec 2 paramètres... A titre d'application nous considérons le cas où la vigueur est reliée linéairement (statistiquement) à un paramètre de la structure Π :

$$\text{Syn } m = b_0 + b_1 \Pi_m$$

b_0 et b_1 seront estimés par deux générations (ou niveaux de structure) G_0 et G_1 dérivées des parents de la variété synthétique considérée

$$b_0 = \frac{G_0 \Pi_1 - G_1 \Pi_0}{\Pi_1 - \Pi_0} \quad \text{et} \quad b_1 = \frac{G_1 - G_0}{\Pi_1 - \Pi_0} \quad (6)$$

avec $\Pi = F$ (coefficient de consanguinité),

en remplaçant G_0 par $\bar{P}$, moyenne des autofécondations des parents, et G_1 par $\bar{C}$, moyenne des croisements, la valeur de la variété synthétique à l'équilibre est alors, dans le cas de k parents non consanguins :

$$\text{Syn } e = \bar{C} - \frac{(2v - 1)}{vk} (\bar{C} - \bar{P})$$

et avec les k parents homozygotes :

$$\text{Syn } e = \frac{2v - 1}{v} \bar{C} - \frac{v - 1}{v} \bar{P} - \frac{2v - 1}{vk} (\bar{C} - \bar{P}) \quad (7)$$

v étant le niveau d'autoploïdie ($v = 1$ pour $2n$, $v = 2$ pour $4n \dots$).

Si $v = 1$, les deux expressions sont identiques et se réduisent à la formule (1).

Si pour des autotétraploïdes la vigueur est liée à la fraction d'individus non tétragéniques, $\Pi = 1 - P_4$, dans le cas de parents non consanguins :

$$\text{Syn } e = \bar{C} - (\bar{C} - \bar{P}) \frac{\Pi_e}{\Pi_n}$$

avec $\Pi_p = 5/6$ après une génération d'autofécondation des parents, et d'après GALLAIS (1971 a),

$$\Pi_e = 1 - 1/k^3 \{ 3/32 + 4(k - 1)3/8 + 3(k - 1)9/16 + 6(k - 1)(k - 2)3/4 + (k - 1)(k - 2)(k - 3) \}$$

Il est alors intéressant de remarquer que le choix de F ou de P_4 pour expliquer la vigueur conduit approximativement à la même pondération de la différence $(\bar{C} - \bar{P})$

TABLEAU I

Pondération de la différence $(\bar{C} - \bar{P})$ dans l'équation de prévision de $\text{Syn } e$, chez les tétraploïdes, avec des parents non consanguins, selon que l'on utilise F ou P_4

k	2	4	6	8
F_e/F_p	0,75	0,37	0,25	0,19
$(1 - P_4)_e/(1 - P_4)_p$	0,72	0,39	0,27	0,23

UNE AUTRE APPROCHE DES FORMULES DE PRÉVISION

Dans cette approche, on cherche à estimer les effets génétiques qui contribuent à la valeur de la Syn e en fonction de la valeur de générations issues des parents. Nous considérerons surtout la moyenne $\bar{P}$ des autofécondations et la moyenne $\bar{C}$ des croisements. MOCHIZUKI (1970) et EBERHART (1964) ont déjà utilisé un tel principe pour prévoir la valeur de différents types de variétés. Nous envisagerons surtout 2 cas particuliers : celui des diploïdes avec épistasie limitée aux paires de loci, celui des tétraploïdes avec les interactions entre allèles limitées au 1^{er} ordre.

1. — *Diploïdes avec épistasie limitée aux paires de loci*

En ne considérant d'abord que l'épistasie additive $\times$ additive (AA), nous définissons pour une variété synthétique particulière, à k parents, les paramètres suivants :

- $\bar{a}$ moyenne des effets additifs ;
- $\bar{d}_{11}^*$ moyenne des effets de dominance entre allèles identiques ;
- $\bar{d}_{11}$ moyenne des effets de dominance entre allèles non identiques issus d'un même parent ;
- $\bar{d}_{12}$ moyenne des effets de dominance entre allèles non identiques issus de 2 parents ;
- $\overline{a_1 a_1}$ moyenne des effets d'épistasie additive $\times$ additive entre gènes d'un même parent ;
- $\overline{a_1 a_2}$ moyenne des effets d'épistasie additive $\times$ additive entre gènes de 2 parents.

Les effets entrant dans ces moyennes sont définis dans une population panmixte théorique de moyenne μ . En définissant F comme la probabilité d'avoir au niveau des parents retenus 2 allèles identiques, nous aurons dans le cas de *variétés synthétiques symétriques*, c'est-à-dire dont les parents sont tous dans le même état (non consanguins ou complètement homozygotes) :

$$\text{Syn } e = \mu + 2 \bar{a} + \frac{1+F}{2k} \bar{d}_{11}^* + \frac{1-F}{2k} \bar{d}_{11} + \frac{k-1}{k} \bar{d}_{12} + \frac{1}{k} \overline{a_1 a_1} + \frac{k-1}{k} \overline{a_1 a_2}$$

$$\bar{P} = \mu + 2 \bar{a} + \frac{1+F}{2} \bar{d}_{11}^* + \frac{1-F}{2} \bar{d}_{11} + \overline{a_1 a_1}$$

$$\bar{C} = \mu + 2 \bar{a} + \bar{d}_{12} + 1/2 \overline{a_1 a_1} + 1/2 \overline{a_1 a_2}$$

En utilisant l'équation (1) comme prédicteur :

$$\widehat{\text{Syn } e} = \text{Syn } e + \frac{k-1}{2k} (\overline{a_1 a_1} - \overline{a_1 a_2}) \quad (8)$$

Par sommation sur toutes les paires de loci, l'expression (8) garde la même structure. Si les variétés synthétiques ne sont pas symétriques, cette approche n'est qu'approximative, aussi, dans ce qui suit nous n'envisagerons que le cas de variétés symétriques : il est par exemple toujours possible de considérer comme non consanguins les k parents retenus.

L'expression (8) montre le biais dû à l'épistasie. Ce biais sera plus faible avec un grand nombre de parents et (ou) des parents de même origine, non fortement

sélectionnés pour leurs aptitudes à la combinaison et non consanguins (l'état de non consanguinité augmente en effet le nombre d'allèles en cause). Un grand nombre de loci à effets distribués au hasard entre les parents tendra aussi à diminuer le biais dû à l'épistasie. Nous retrouvons là les conditions qui définissaient le domaine d'efficacité de la prévision sur la base de la structure génétique.

En utilisant les mêmes principes de prédiction, avec la moyenne $\bar{T}$ des hybrides trois voies possibles avec le matériel, on peut montrer que :

$$\text{Syn } e = 1/k \bar{P} + (1 - 1/k) \bar{C} + \frac{2}{c} (1 - 1/k)(\bar{T} - \bar{C})$$

(c étant la fréquence de recombinaison entre 2 loci), ou en utilisant la valeur moyenne à l'équilibre $\overline{2\text{-Syn } e}$ des variétés synthétiques à 2 parents, quel que soit le linkage :

$$\text{Syn } e = 2(1 - 1/k) \overline{2\text{-Syn } e} - (1 - 2/k) \bar{P} = Y_{AA/k} \quad (9)$$

Pour l'utilisation pratique de (9), $\overline{2\text{-Syn } e}$ pourra sans doute être remplacée sans grand risque par la 2^e génération de multiplication des variétés synthétiques à 2 parents $2\text{-Syn } 2$ (on a d'ailleurs strictement $\overline{2\text{-Syn } 2} = \overline{2\text{-Syn } e}$ avec des parents homozygotes et sans linkage). En l'absence de linkage $\overline{2\text{-Syn } e}$ pourra aussi être remplacée par la moyenne $\bar{F}_2$ des F_2 issues des croisements.

Considérant l'épistasie « additive $\times$ dominance » (AD), selon notre notation, elle introduit 6 nouveaux paramètres au niveau de la $\text{Syn } e$: $\overline{a_1 d_{11}^*}$, $\overline{a_1 d_{11}}$ avec des gènes d'un seul parent, $\overline{a_1 d_{12}}$, $\overline{a_1 d_{22}^*}$, $\overline{a_1 d_{22}}$ avec des gènes de 2 parents et $\overline{a_1 d_{23}}$ avec des gènes de 3 parents. Les 2 premiers paramètres apparaissent dans $\bar{P}$, le troisième dans $\bar{C}$. Les autres n'apparaissent ni dans $\bar{P}$ ni dans $\bar{C}$. Le 4^e et le 5^e apparaîtront dans des générations de consanguinité après croisement (par exemple dans des F_2 , ou dans des 2-Syn). Le 6^e apparaîtra seulement dans les structures variétales à au moins 3 parents : hybrides trois voies, hybrides doubles, variétés synthétiques à au moins 3 parents. Si l'on utilise l'équation de prévision (1), on peut alors montrer que le biais dû à l'épistasie « additive $\times$ dominance » est :

$$\Delta \frac{k-1}{k^2} \{ \overline{a_1 d_{11}^*} - \overline{a_1 d_{22}^*} \} + (1 - \Delta) \frac{k-1}{k^2} \{ \overline{a_1 d_{11}} - \overline{a_1 d_{22}} \} \\ + \frac{(k-1)(k-2)}{k^2} \{ \overline{a_1 d_{12}} - \overline{a_1 d_{23}} \}$$

avec

$\Delta = \frac{1+F}{2}$, F ne pouvant prendre que les valeurs 0 ou 1 puisque nous ne considérons que le cas de variétés synthétiques symétriques.

Les conditions qui limitaient le biais dû à l'épistasie « additive $\times$ additive » limiteraient aussi le biais dans ce cas-là. Si en plus de $\bar{P}$ et $\bar{C}$, les moyennes de nouvelles générations sont utilisées (F_2 , hybrides 3 voies, synthétiques à 3 parents), il doit être possible d'aboutir à une équation sans biais. Par exemple avec $F = 1$:

$$\text{Syn } e = 1/k \bar{P} + (1 - 1/k) \bar{C} + \frac{2}{c} \frac{k-1}{k^2} \{ \bar{F}_2 - 1/2 \bar{P} - 1/2 \bar{C} \} \\ + \frac{2}{c} \frac{(k-1)(k-2)}{k^2} (\bar{T} - \bar{C})$$

ou :

$$\text{Syn } e = Y_{AD/k} = Y_{AA/k} + \frac{9}{2} \frac{(k-1)(k-2)}{k^2} (\overline{3 \text{ Syn } e} - Y_{AA/3})$$

La présence d'épistasie « dominance $\times$ dominance » (DD), augmente encore le degré de complexité puisqu'elle introduit 13 paramètres en tenant compte de l'origine des gènes. Avec une variabilité comparable à l'épistasie « additive $\times$ additive », on peut attendre en utilisant l'équation (1) un biais plus fort avec ce type d'épistasie (DD) : en effet à deux loci un génotype non consanguin donnera 4 types d'interactions additive $\times$ additive, pour une interaction dominance $\times$ dominance. En utilisant les *Syn e* des variétés synthétiques à 2, 3 et 4 parents, il doit être possible d'arriver à un prédicteur sans biais, par exemple, avec $F = 1$:

$$\text{Syn } e = Y_{DD/k} = Y_{AD/k} + \frac{4}{3!} \frac{(k-1)(k-2)(k-3)}{k^3} (\overline{4 \text{ Syn } e} - Y_{AD/4})$$

2. — Tétraploïdes avec absence d'épistasie

Toujours dans le cas de variétés synthétiques symétriques, nous considérons d'abord la situation dans laquelle les interactions entre allèles sont limitées au 1^{er} ordre. Avec les mêmes notations que pour les diploïdes, et avec $\Delta = \frac{1+3F}{4}$:

$$\text{Syn } e = \mu + 4\bar{a} + \Delta/k \, 6\bar{d}_{11}^* + (1-\Delta)/k \, 6\bar{d}_{11} + \frac{k-1}{k} \, 6\bar{d}_{12}$$

$$\bar{P} = \mu + 4\bar{a} + \frac{1+5F}{6} \, 6\bar{d}_{11}^* + \frac{5(1-F)}{6} \, 6\bar{d}_{11}$$

$$\bar{C} = \mu + 4\bar{a} + 1/3 \, F \, 6\bar{d}_{11}^* + 1/3(1-F) \, 6\bar{d}_{11} + 2/3 \, 6\bar{d}_{12}$$

De telles expressions pourraient d'ailleurs s'écrire pour un degré de ploïdie v . Deux prédicteurs peuvent être déduits du système :

$$Y_{1D} = \frac{3}{2k} \bar{P} + (1-3/2k) \bar{C} \quad \text{avec} \quad Y_{1D} - \text{Syn } e = 2F(\bar{d}_{11}^* - \bar{d}_{11}) + 2(\bar{d}_{11} - \bar{d}_{12})$$

$$Y_{2D} = \frac{3}{2} (1-1/k) \bar{C} - (1/2-3/2k) \bar{P} \quad \text{avec} \quad Y_{2D} - \text{Syn } e = 1/2(1-F) (\bar{d}_{11} - \bar{d}_{11}^*)$$

Si $F = 0$, pour choisir entre Y_1 et Y_2 , le problème sera de savoir s'il est plus justifié de supposer $\bar{d}_{11} \sim \bar{d}_{12}$ ou $\bar{d}_{11} \sim \bar{d}_{11}^*$.

Si $F = 1$, Y_2 sera un prédicteur exact de *Syn e*. Dans ce cas si $k = 3$, $3 \text{ Syn } e = \bar{C}$.

Si les interactions entre plus de 2 allèles ont un effet important, il faudra utiliser des générations à plus de 2 parents : hybrides trois voies, hybrides doubles, variétés synthétiques à 3, 4 parents. En utilisant des variétés synthétiques à l'équilibre à 2, 3, 4 parents les équations de prévision sont les suivantes lorsque $F = 1$:

— interactions limitées au 1^{er} ordre :

$$Y_{D/k} = \bar{P} + \frac{2(k-1)}{k} \{ \overline{2 \text{ Syn } e} - \bar{P} \}$$

— interactions limitées au 2^e ordre :

$$Y_{T/k} = Y_{D/k} + \frac{9}{2} \frac{(k-1)(k-2)}{k^2} (\overline{3\text{-Syn } e} - Y_{D/3})$$

— interactions limitées au 3^e ordre :

$$Y_{Q/k} = Y_{T/k} + \frac{4^4}{3!} \frac{(k-1)(k-2)(k-3)}{k^3} (\overline{4\text{-Syn } e} - Y_{T/4})$$

$Y_{D/k}$, $Y_{T/k}$, $Y_{Q/k}$ représentant les meilleurs prédicteurs possibles d'une variété synthétique à k parents avec les interactions entre allèles limitées respectivement au 1^{er}, 2^e et 3^e ordre.

3. — Conclusions

La prévision de la valeur des variétés synthétiques à l'équilibre en fonction de la moyenne des autofécondations des parents, $\bar{P}$, et de la moyenne des croisements, $\bar{C}$, n'est strictement valable qu'en l'absence d'épistasie chez les diploïdes ; chez les autopolyploïdes une telle prévision est encore possible si de plus, les parents sont homozygotes et avec des interactions entre allèles limitées au 1^{er} ordre. Dans les autres situations la prévision conduira à des estimations plus ou moins biaisées. Cependant, il apparaît que le biais sera plus faible en moyenne lorsque les interactions entre gènes d'ordre élevé seront de faible importance et avec un nombre assez élevé de parents non fortement sélectionnés. Dans le cas extrême où la source de variation se réduit à l'additivité (ou si celle-ci est très importante) la prévision sera toujours bonne. Si les conditions génétiques de validité de la prévision ne sont pas remplies, il vaudra mieux aborder le problème sous l'angle statistique et rechercher les coefficients de régression b_P et b_C de l'équation :

$$\text{Syn } e = b_0 + b_P \bar{P} + b_C \bar{C}$$

Une autre solution consiste à utiliser la formule de prévision faisant intervenir d'autres générations et permettant de tenir compte de certains types d'interactions entre gènes (allèles ou non). Là encore, à partir des moyennes de ces générations, une approche statistique pourra être réalisée. Pratiquement, il ne sera pas possible de considérer plus de 2 ou 3 générations.

UTILISATION DES APTITUDES A LA SYNTHÈSE DES PARENTS

I — Définition du concept d'aptitude à la synthèse

La performance d'une variété synthétique peut être considérée comme la résultante d'un effet général de chaque parent et des interactions entre les apports génétiques des différents parents. La sélection des variétés synthétiques peut donc se ramener à un problème de sélection de groupe, envisagé d'un point de vue très général par GRIFFING (1967). Pour définir les effets de groupe correspondants, nous allons considérer au niveau d'une population, supposée infinie, toutes les variétés

synthétiques à k parents. La valeur attendue des variétés ayant un parent en commun correspond à ce que nous appellerons *l'aptitude générale à la synthèse* (AGS). L'effet combiné de 2, 3 parents sera défini comme la valeur attendue des variétés ayant ces 2, 3... parents en commun. Ces effets combinés permettent alors de définir *l'aptitude spécifique à la synthèse* (ASS) de 2, 3... parents comme des interactions de 1^{er}, 2^e ordre. Cette approche généralise celles de HILL (1966) et A. J. WRIGHT (1973). Soit :

- a_i , l'aptitude générale à la synthèse du parent i ,
- d_{ij} , l'aptitude spécifique à la synthèse des parents i, j ,
- t_{ijk} , l'aptitude spécifique à la synthèse des parents i, j, k ,

nous écrirons alors pour la valeur S_{ijkl} ... d'une variété synthétique particulière avec les parents $i, j, k, l, \dots$:

$$S_{ijkl} \dots = \mu_s + \sum_i a_i + \sum_{\substack{i, j \\ i < j}} d_{ij} + \sum_{\substack{i, j, k \\ i < j < k}} t_{ijk} + \dots \quad (10)$$

avec $a_i = S_i - \mu_s$

$$d_{ij} = S_{ij} - a_i - a_j - \mu_s$$

S_i et S_{ij} représente respectivement la moyenne des variétés synthétiques ayant 1 et 2 parents en commun.

2. — Signification génétique et valeur de prévision des aptitudes à la synthèse

En utilisant les prédictors non biaisés, par exemple, $Y = 1/k \bar{P} + (1 - 1/k) \bar{C}$ pour les diploïdes en l'absence d'épistasie et $Y_{2D} = -(1/2 - 3/2k) \bar{P} + 3/2(1 - 1/k) \bar{C}$ pour les tétraploïdes, en l'absence d'épistasie, avec homozygotie des parents et les interactions entre allèles limitées en 1^{er} ordre, l'aptitude générale à la synthèse peut être reliée à certaines caractéristiques des parents.

Soit $P_i = m + v_i$ la valeur de la famille obtenue par autofécondation du parent i , m représentant la moyenne de telles valeurs. Considérons la valeur attendue S_i de toutes les variétés synthétiques ayant le parent i en commun :

$$S_i = \mu_s + 1/k(b_P v_i + b_C 2g_i) \quad (11)$$

où μ_s représente la valeur moyenne de toutes les variétés synthétiques ; b_P , b_C sont les coefficients respectifs de $\bar{P}$ et $\bar{C}$ dans les prédictors non biaisés retenus et g_i est l'aptitude générale à la combinaison du parent i .

L'expression (11) donne l'expression de l'aptitude générale à la synthèse. Pour les diploïdes elle correspond à celle donnée par A. J. WRIGHT (1973). Comme les effets de dominance contribuent à la valeur de v_i , l'AGS en l'absence d'épistasie, recouvre des effets d'additivité et des effets de dominance. Avec les mêmes conditions, l'aptitude spécifique à la synthèse de plus de 2 parents sera nulle puisque toute la variation génétique entre variétés synthétiques due aux interactions entre gènes de parents différents sera expliquée par les effets de dominance. Dans le cas des diploïdes, l'aptitude spécifique à la synthèse d_{ij} de 2 parents i et j se réduit alors à un coefficient près, à leur aptitude spécifique à la combinaison : $d_{ij} = 2/k^2 s_{ij}$. Il en est de même pour les tétraploïdes, avec des parents homozygotes et les interactions entre allèles limitées au 1^{er} ordre.

Si la variance d'aptitude spécifique à la synthèse est faible, par rapport à la variance de l'AGS, la valeur d'une variété synthétique pourra être prévue avec des équations du type :

$$S_{ijkl\dots} = \mu_s + \sum_i a_i$$

ou encore d'après (11)

$$S_{ijkl} = \mu_s + b_P \bar{v} + 2b_C \bar{g} \quad (12) \quad \text{avec} \quad \bar{v} = \frac{\sum_i v_i}{k}, \bar{g} = \frac{\sum_i g_i}{k}$$

Cette équation revient à remplacer $\bar{C}$ par $2g$ dans les prédicteurs utilisant $\bar{C}$ et $\bar{P}$. D'une façon plus générale si ces prédicteurs sont justifiés, l'AGS sera susceptible de conduire à une bonne prévision si la variance d'aptitude spécifique à la combinaison est faible par rapport à la variance des composantes de l'AGS.

En utilisant les plans expérimentaux proposés par HILL (1966), HILL *et al.* (1972), il sera possible de déterminer si les aptitudes spécifiques à la synthèse de plus de 2 parents sont importantes à considérer. Si oui, il faudra réaliser des générations à 3, 4 parents pour estimer ces aptitudes. En effet, il ne peut pas être question pour le sélectionneur d'estimer ces aptitudes telles qu'elles sont définies, c'est-à-dire par la réalisation de variétés synthétiques ayant de 1 à plusieurs parents en commun. Le problème se ramène alors à celui envisagé lors de l'étude des équations de prévision utilisant d'autres moyennes de générations que $\bar{P}$ et $\bar{C}$ pour tenir compte des interactions d'ordre élevé entre gènes. Pratiquement d'ailleurs seules l'aptitude générale à la synthèse et l'aptitude spécifique à la synthèse de 2 parents seront importantes. Des résultats théoriques (GALLAIS, 1974 c) montrent en effet que la variabilité des interactions entre plus de 2 gènes (allèles ou non) ne contribuera que peu à la variance entre variétés synthétiques. De plus des résultats expérimentaux de HILL *et al.* (1972) semblent confirmer cette conclusion.

3. — L'aptitude à la synthèse dans le cas de variétés composites

Soit une variété composite réalisée avec s souches (populations en équilibre). Chez les diploïdes, en l'absence d'épistasie la formule de prévision de sa vigueur sera aussi de la forme :

$$\frac{1}{s} \bar{P} + (1 - 1/s) \bar{C}$$

où $\bar{P}$ représente la moyenne des souches et $\bar{C}$ la moyenne de leurs croisements. L'aptitude générale à la synthèse d'une souche pourra donc être mesurée par $1/s v_i + (1 - 1/s) 2g_i$;

v_i représentant la valeur en elle-même de la souche i et g_i sa valeur moyenne en combinaison avec les autres souches.

Si chaque souche au lieu d'être représentée par une population en équilibre est représentée par un nombre p , limité, de parents issus d'une même population, la formule de prévision d'une telle variété composite sera :

$$\frac{1}{ps} \bar{P} + \frac{p-1}{ps} {}_{ij}\bar{C} + \frac{s-1}{s} {}_{jk}\bar{C} \quad (13)$$

où $\bar{P}$ représente la moyenne des autofécondations des p_s parents, $_{jj}\bar{C}$, la moyenne des croisements entre parents d'une même population, et $_{jk}\bar{C}$, la moyenne des croisements entre parents de populations différentes (j et k).

Dans ce cas, l'aptitude générale à la synthèse d'un parent i de la population j , pourra se représenter par :

$$\frac{1}{p_s} v_i + \frac{p - 1}{p_s} \frac{1}{2} {}_{jj}g_i + \frac{s - 1}{s} \frac{1}{2} {}_{jk}\bar{g}_i \quad (14)$$

v_i représentant sa valeur en autofécondation, $_{jj}g_i$ son aptitude générale à la combinaison intrapopulation et $_{jk}\bar{g}_i$ la moyenne de sa valeur en combinaison avec les autres populations.

ÉTUDE STATISTIQUE DE L'EFFICACITÉ DE DIFFÉRENTS PRÉDICTEURS

Pour donner une justification génétique à certaines formules de prévision nous nous sommes placés dans le cas d'une situation à effets fixes : les moyennes $\bar{P}$, $\bar{C}$, $\text{Syn } e$ étaient supposées connues exactement. Pratiquement, ce n'est jamais le cas : il y a toujours l'influence des conditions de milieu, de l'erreur expérimentale, de telle sorte qu'un prédictor meilleur qu'un autre en théorie peut pratiquement ne lui être guère supérieur. Pour limiter le nombre de cas à étudier nous ne considérerons que les 5 prédictors suivants :

$Y_0 = b_0 + b_P \bar{P} + b_C \bar{C}$	noté $(\bar{P}, \bar{C})$	
$Y_1 = b_1 + b'_P \bar{P} + b_G \bar{G}$	— $(\bar{P}, \bar{G})$	avec $\bar{G} = 2\bar{g}$
$Y_2 = b_2 + b''_P \bar{P}$	— $(\bar{P})$	
$Y_3 = b_3 + b''_C \bar{C}$	— $(\bar{C})$	
$Y_4 = b_4 + b''_G \bar{G}$	— $(\bar{G})$	

Ces 5 prédictors notés Y_i (i de 0 à 4) seront considérés comme des équations de régression, la variable expliquée étant la valeur S de la variété synthétique. La théorie de la régression permet alors de calculer les différents coefficients de régression.

Par exemple :

$$b_P = \frac{\text{cov } \bar{P}S \text{ var } \bar{C} - \text{cov } \bar{C}S \text{ cov } \bar{P}\bar{C}}{\text{var } \bar{C} \text{ var } \bar{P} - \{\text{cov } \bar{P}\bar{C}\}^2}$$

$$b_C = \frac{\text{cov } \bar{C}S \text{ var } \bar{P} - \text{cov } \bar{P}S \text{ cov } \bar{P}\bar{C}}{\text{var } \bar{C} \text{ var } \bar{P} - \{\text{cov } \bar{P}\bar{C}\}^2} \quad (15)$$

Une expérience sera alors nécessaire pour déterminer ces coefficients. Il se posera alors un problème d'échantillonnage. Ce problème ne sera pas discuté ici. Nous allons surtout chercher à comparer l'efficacité des différents prédictors. Pour simplifier, nous nous placerons dans le cas où la prévision avec $\bar{P}$ et $\bar{C}$ conduit à des résultats non biaisés, et seulement pour les diploïdes. Dans ce cas :

$$S = 1/k \bar{P} + (1 - 1/k) \bar{C}$$

Principes de la comparaison des efficacités

En utilisant les prédicteurs pour réaliser une sélection entre variétés synthétiques pour un nombre donné de parents, il est possible d'exprimer leur efficacité par le rapport du gain Δ_i qu'ils peuvent entraîner au gain attendu Δ_s par sélection sur les vraies valeurs. COCKERHAM (1967) a donné une solution pour un problème analogue : celui de la prévision de la valeur des hybrides doubles. Le gain attendu par la sélection entre variétés synthétiques est

$$\Delta_s = \bar{i} \sigma_s$$

où $\bar{i}$ est l'intensité de sélection entre variétés, exprimé en unités standard, et σ_s est l'écart type de la distribution des vraies valeurs des variétés.

De même pour un prédicteur Y_i :

$$\Delta_i = \bar{i} \frac{\text{cov } Y_i S}{\sigma_{Y_i}}$$

D'où la mesure de l'efficacité d'un prédicteur :

$$\frac{\Delta_i}{\Delta_s} = \frac{\text{cov } Y_i S}{\sigma_{Y_i} \sigma_s}$$

qui représente en fait la corrélation entre les valeurs prévues et les vraies valeurs. Si deux prédicteurs Y_i et Y_j sont comparés entre eux, le rapport de leur efficacité sera :

$$\frac{\Delta_i}{\Delta_j} = \frac{\text{cov } Y_i S}{\text{cov } Y_j S} \frac{\sigma_{Y_j}}{\sigma_{Y_i}}$$

Mais puisque les vraies valeurs S ne sont jamais connues, chaque efficacité Δ_i/Δ_s sera en fait comparée à l'efficacité de la sélection possible sur les valeurs observées $\tilde{S}$ des variétés synthétiques qui a pour expression

$$\Delta_{\tilde{s}} = \bar{i} h_s \sigma_{\tilde{s}}$$

avec $h_s = \frac{\sigma_s^2}{\sigma_{\tilde{s}}^2}$ « hérabilité » au niveau des variétés synthétiques.

Le calcul des expressions théoriques des efficacités relatives de chaque prédicteur est développé en annexe. Dans le calcul des variances σ_s^2 , $\sigma_{Y_i}^2$ nous avons supposé que la même erreur σ_e affecte les valeurs S , P , C et G .

De plus les k parents des variétés sont choisis parmi $n > k$, dont on connaît par expérimentation les valeurs en autofécondation et en croisement. Les paramètres de l'étude sont alors : les nombres n et k , la variance des valeurs en autofécondation σ_i^2 , la variance d'aptitude générale à la combinaison (AGC) σ_g^2 , la covariance entre P et l'AGC ($\text{cov } Pg$), la variance d'aptitude spécifique à la combinaison σ_s^2 et l'erreur expérimentale σ_e^2 . A la place de σ_{Pg} , nous pouvons définir le coefficient de corrélation ρ entre les valeurs P et les valeurs g : $\text{cov } Pg = \rho \sigma_g \sigma_P$. Tous ces paramètres peuvent être connus du sélectionneur.

La complexité de la formulation ne permet pas de tirer des conclusions *a priori*. Aussi nous avons réalisé la comparaison des prédicteurs par calcul numérique en

nous fixant une gamme de valeurs pour les différents paramètres. Comme dans l'expression des efficacités relatives des prédicteurs, les variances apparaissent en valeurs relatives, il suffit par exemple de se fixer les rapports suivants :

$$t^2 = \frac{\sigma_s^2}{2\sigma_g^2}, u^2 = \frac{\sigma_p^2}{4\sigma_g^2}, \frac{\text{cov } Pg}{2\sigma_g^2} = \rho u, h_p^2 = \frac{\sigma_p^2}{\sigma_p^2 + \sigma_e^2}$$

Choix des valeurs des paramètres

Si aucune signification génétique de la valeur des paramètres n'est recherchée, il suffit d'assurer que $-1 < \rho < 1$; les autres paramètres peuvent alors être fixés de façon indépendante. Mais pour une situation génétique donnée, cela ne serait pas possible. La méthode utilisée revient donc à couvrir toutes les situations, même celles qui sont rares. Cependant nous avons choisi des gammes de valeurs justifiées par quelques résultats expérimentaux connus.

Par exemple nous ne connaissons pas de résultats où $\rho < 0$. Ainsi ρ a pris les valeurs 0 ; 0,25 ; 0,50 ; 0,75. La comparaison de σ_p^2 à $4\sigma_g^2$ est justifiée par le fait qu'en présence d'additivité : $\sigma_p^2 = 4\sigma_g^2$. Pour $\sigma_p^2/4\sigma_g^2$ les valeurs suivantes ont été choisies : 0,5 ; 1,25 ; 2 ; 4 ; pour t^2 : 0,25 ; 0,5 ; 1 ; 2 ; pour h_p^2 : 0,25 ; 0,50 ; 0,75 ; pour k : 2, 4, 6, 8 et pour n les valeurs 10 et 30. Il faut remarquer que la valeur de h_p^2 dépend du nombre de répétitions dans le dispositif expérimental. Ainsi une valeur de 0,25 sans répétition est transformée en une valeur de 0,50 avec 3 répétitions. Le nombre de répétitions pourra donc influencer le progrès génétique. Son effet direct ne sera pas envisagé ici.

Résultats

Il est difficile de donner une présentation claire des interactions entre tous les paramètres. Dans les tableaux (2 a, 2 b, 3) nous ne donnons les résultats que pour les valeurs extrêmes de quelques paramètres (h_p^2 : 0-0,75), (ρ : 0-0,75), (t^2 : 0,25-2), (u^2 , 0,5-4).

Cette attitude est justifiée car l'examen des résultats pour des valeurs intermédiaires montre qu'une certaine interpolation est possible.

— Effet de l'effectif :

L'effet du nombre de parents candidats à la sélection est en général faible. L'efficacité d'une méthode de prévision est diminuée avec n faible (10) pour les plus fortes valeurs de k (8). Lorsque n est faible, la corrélation entre Y_0 et S peut avoir un maximum pour certaines valeurs de k , les autres paramètres étant fixés. Ceci est dû au fait que h_c^2 suit une telle loi (tabl. 6). Les comparaisons $(\bar{C})/(\bar{P}, \bar{C})$, $(\bar{P})/(\bar{P}, \bar{C})$ sont peu affectées par n . Les comparaisons $(\bar{P}, \bar{G})/(\bar{P}, \bar{C})$ et $(\bar{G})/(\bar{P}, \bar{C})$ sont un peu plus affectées, surtout pour $k > 4$ et u^2 faible. Dans ces conditions un effectif faible diminue l'efficacité de prédicteurs utilisant G , et l'efficacité relative de $\bar{P}$ par rapport à $\bar{G}$ est sensiblement augmentée. Pour simplifier la discussion, nous ne considérerons ci-après que les résultats pour $n = 30$.

TABLEAU 2. — Efficacités de la sélection entre variétés synthétiques sur les valeurs observées (S) et sur la base des prédicteurs $Y_0 = (P, C)$, $Y_1 = (P, G)$, $Y_2 = P$, $Y_3 = C$, $Y_4 = G$, comparées à l'efficacité de la sélection entre valeurs vraies, ou comparées entre elles pour différentes valeurs des paramètres. n : nombre de parents disponibles, h_P^2 : hérabilité des valeurs des familles obtenues par autofécondation des parents, t^2 : importance de la variance d'aptitude spécifique par rapport à la variance d'aptitude générale à la combinaison, ρ : corrélation entre la valeur en autofécondation et l'aptitude générale à la combinaison des parents u^2 : importance de la variance des valeurs en autofécondation des parents par rapport à la variance de leur aptitude générale à la combinaison, k : nombre de parents dans la variété synthétique.

TABLEAU 2 a ($n = 10$)

h_P^2	t^2	ρ	u^2	k	$\tilde{S}$	Y_0	Y_1	Y_2	Y_3	Y_4	Y_3/Y_0	Y_2/Y_0	Y_2/Y_3	Y_1/Y_0	Y_4/Y_0	Y_4/Y_3
0,25	0,25	0	0,5	2	0,33	0,49	0,35	0,24	0,43	0,25	0,87	0,48	0,55	0,71	0,51	0,59
				4	0,24	0,62	0,29	0,08	0,61	0,27	0,98	0,14	0,14	0,46	0,44	0,44
				6	0,18	0,64	0,24	0,04	0,64	0,23	0,99	0,07	0,07	0,37	0,37	0,37
				8	0,11	0,57	0,17	0,02	0,57	0,17	0,99	0,04	0,04	0,30	0,30	0,30
			4	2	0,20	0,41	0,40	0,40	0,10	0,05	0,24	0,96	3,92	0,97	0,13	0,54
				4	0,10	0,32	0,23	0,21	0,23	0,08	0,73	0,67	0,92	0,73	0,27	0,37
				6	0,06	0,29	0,14	0,12	0,26	0,08	0,90	0,41	0,45	0,49	0,27	0,30
				8	0,04	0,24	0,09	0,06	0,23	0,06	0,96	0,27	0,28	0,36	0,24	0,25
		0,75	0,5	2	0,40	0,58	0,47	0,39	0,48	0,31	0,83	0,68	0,81	0,81	0,53	0,64
				4	0,28	0,66	0,41	0,32	0,62	0,28	0,94	0,49	0,51	0,62	0,43	0,45
				6	0,19	0,66	0,34	0,26	0,64	0,24	0,96	0,40	0,41	0,52	0,36	0,37
				8	0,12	0,59	0,25	0,19	0,57	0,17	0,97	0,32	0,33	0,43	0,29	0,30
		4	4	2	0,25	0,46	0,45	0,44	0,17	0,11	0,37	0,94	2,51	0,96	0,24	0,63
				4	0,13	0,43	0,37	0,36	0,26	0,10	0,61	0,83	1,35	0,86	0,24	0,39
				6	0,08	0,39	0,30	0,29	0,28	0,08	0,72	0,74	1,03	0,77	0,22	0,30
				8	0,05	0,31	0,21	0,20	0,24	0,06	0,77	0,66	0,86	0,69	0,20	0,26
	2	0	0,5	2	0,46	0,67	0,23	0,16	0,65	0,17	0,96	0,24	0,25	0,35	0,25	0,26
				4	0,32	0,72	0,22	0,06	0,72	0,21	0,99	0,09	0,09	0,30	0,29	0,29
				6	0,22	0,72	0,19	0,03	0,72	0,19	0,99	0,05	0,05	0,27	0,26	0,26
				8	0,14	0,64	0,14	0,02	0,64	0,14	0,99	0,03	0,03	0,22	0,22	0,22
		4	4	2	0,24	0,40	0,34	0,33	0,22	0,04	0,54	0,83	1,53	0,84	0,11	0,21
				4	0,12	0,36	0,18	0,17	0,32	0,07	0,87	0,47	0,54	0,51	0,19	0,22
				6	0,08	0,34	0,12	0,10	0,33	0,06	0,95	0,29	0,30	0,34	0,19	0,20
				8	0,05	0,28	0,07	0,05	0,28	0,05	0,98	0,19	0,20	0,26	0,17	0,18
		0,75	0,5	2	0,50	0,70	0,36	0,30	0,66	0,23	0,95	0,43	0,45	0,51	0,33	0,35
				4	0,34	0,74	0,33	0,26	0,73	0,23	0,98	0,35	0,35	0,44	0,31	0,31
				6	0,23	0,73	0,29	0,22	0,72	0,20	0,98	0,30	0,30	0,39	0,27	0,27
				8	0,14	0,65	0,21	0,16	0,64	0,14	0,98	0,25	0,25	0,33	0,22	0,23
		4	4	2	0,28	0,46	0,40	0,39	0,26	0,10	0,57	0,85	1,47	0,86	0,21	0,37
				4	0,15	0,44	0,32	0,31	0,34	0,09	0,76	0,70	0,91	0,72	0,20	0,26
				6	0,09	0,41	0,26	0,25	0,34	0,07	0,82	0,61	0,74	0,63	0,18	0,22
				8	0,05	0,33	0,19	0,18	0,28	0,05	0,85	0,54	0,63	0,57	0,16	0,19

TABLEAU 2 a (suite)

h_P^2	t^2	ρ	u^2	k	$\tilde{S}$	Y_0	Y_1	Y_2	Y_3	Y_4	Y_3/Y_0	Y_2/Y_0	Y_2/Y_3	Y_1/Y_0	Y_4/Y_0	Y_4/Y_3
0,75	0,25	0	0,5	2	0,72	0,86	0,70	0,44	0,74	0,55	0,85	0,51	0,59	0,81	0,63	0,74
				4	0,61	0,92	0,65	0,17	0,90	0,63	0,98	0,18	0,19	0,71	0,68	0,70
				6	0,48	0,92	0,59	0,09	0,92	0,58	0,99	0,10	0,10	0,63	0,62	0,63
				8	0,33	0,90	0,47	0,06	0,90	0,46	0,99	0,06	0,06	0,52	0,51	0,51
			4	2	0,53	0,77	0,74	0,73	0,26	0,15	0,34	0,94	2,75	0,96	0,20	0,59
				4	0,30	0,70	0,49	0,42	0,55	0,25	0,79	0,60	0,76	0,70	0,36	0,45
				6	0,20	0,67	0,35	0,26	0,62	0,23	0,92	0,39	0,42	0,52	0,34	0,37
				8	0,12	0,60	0,24	0,16	0,58	0,17	0,96	0,27	0,28	0,40	0,29	0,30
		0,75	0,5	2	0,79	0,90	0,81	0,72	0,82	0,67	0,91	0,79	0,87	0,89	0,73	0,80
				4	0,66	0,93	0,77	0,63	0,91	0,65	0,98	0,68	0,69	0,82	0,70	0,71
				6	0,51	0,93	0,71	0,57	0,92	0,59	0,99	0,61	0,61	0,76	0,63	0,63
				8	0,35	0,91	0,60	0,47	0,90	0,47	0,99	0,51	0,52	0,66	0,51	0,51
			4	2	0,62	0,83	0,81	0,80	0,45	0,31	0,54	0,96	1,76	0,97	0,37	0,69
				4	0,37	0,81	0,72	0,70	0,62	0,29	0,77	0,87	1,13	0,89	0,36	0,47
				6	0,24	0,77	0,64	0,62	0,65	0,25	0,84	0,80	0,95	0,83	0,32	0,38
				8	0,15	0,69	0,52	0,50	0,59	0,18	0,85	0,72	0,85	0,75	0,26	0,31
	2	0	0,5	2	0,84	0,93	0,47	0,30	0,88	0,37	0,94	0,32	0,33	0,51	0,40	0,42
				4	0,71	0,95	0,50	0,13	0,94	0,48	0,99	0,13	0,14	0,52	0,50	0,51
				6	0,56	0,95	0,47	0,08	0,94	0,47	0,99	0,08	0,08	0,50	0,49	0,49
				8	0,39	0,93	0,39	0,05	0,92	0,38	0,99	0,05	0,05	0,42	0,41	0,41
			4	2	0,60	0,78	0,63	0,61	0,48	0,13	0,61	0,78	1,26	0,80	0,16	0,27
				4	0,36	0,76	0,40	0,34	0,68	0,20	0,89	0,45	0,50	0,52	0,26	0,30
				6	0,24	0,74	0,29	0,21	0,71	0,19	0,95	0,29	0,30	0,39	0,26	0,27
				8	0,15	0,67	0,20	0,13	0,65	0,15	0,97	0,20	0,21	0,30	0,22	0,23
		0,75	0,5	2	0,86	0,94	0,61	0,54	0,90	0,50	0,95	0,58	0,60	0,65	0,53	0,56
				4	0,73	0,95	0,61	0,51	0,94	0,52	0,98	0,53	0,54	0,64	0,54	0,55
				6	0,58	0,95	0,59	0,47	0,95	0,49	0,99	0,50	0,50	0,62	0,51	0,51
				8	0,40	0,93	0,51	0,40	0,93	0,39	0,99	0,43	0,43	0,54	0,42	0,42
			4	2	0,66	0,83	0,72	0,71	0,59	0,28	0,70	0,85	1,21	0,87	0,33	0,47
				4	0,42	0,82	0,63	0,61	0,71	0,25	0,87	0,74	0,85	0,76	0,31	0,35
				6	0,27	0,80	0,56	0,54	0,72	0,22	0,91	0,68	0,74	0,70	0,27	0,30
				8	0,17	0,72	0,46	0,44	0,66	0,16	0,91	0,61	0,67	0,63	0,22	0,24

TABLEAU 2 b ($n = 30$)

h_p^2	t^2	ρ	u^2	k	$\tilde{S}$	Y_0	Y_1	Y_2	Y_3	Y_4	Y_3/Y_0	Y_2/Y_0	Y_2/Y_3	Y_1/Y_0	Y_4/Y_0	Y_4/Y_3
0,25	0,25	0	0,5	2	0,34	0,51	0,37	0,25	0,45	0,27	0,86	0,49	0,57	0,72	0,53	0,61
				4	0,29	0,68	0,34	0,10	0,68	0,33	0,98	0,15	0,15	0,50	0,48	0,48
				6	0,25	0,76	0,33	0,06	0,75	0,32	0,99	0,08	0,08	0,44	0,43	0,43
				8	0,21	0,79	0,32	0,04	0,79	0,32	0,99	0,05	0,05	0,40	0,40	0,40
			4	2	0,22	0,43	0,42	0,42	0,10	0,06	0,24	0,97	3,99	0,97	0,13	0,56
				4	0,12	0,37	0,27	0,25	0,27	0,10	0,73	0,67	0,92	0,73	0,28	0,39
				6	0,09	0,39	0,20	0,16	0,36	0,11	0,90	0,41	0,45	0,50	0,29	0,32
				8	0,08	0,42	0,16	0,11	0,41	0,11	0,96	0,27	0,28	0,38	0,26	0,23
		0,75	0,5	2	0,42	0,60	0,50	0,42	0,50	0,33	0,82	0,69	0,83	0,83	0,54	0,66
				4	0,32	0,72	0,48	0,38	0,69	0,34	0,95	0,52	0,55	0,66	0,46	0,49
				6	0,27	0,78	0,46	0,35	0,76	0,33	0,97	0,46	0,47	0,59	0,42	0,43
				8	0,23	0,81	0,44	0,34	0,79	0,32	0,98	0,42	0,42	0,55	0,39	0,40
			4	2	0,27	0,49	0,47	0,46	0,18	0,12	0,37	0,95	2,51	0,97	0,24	0,64
				4	0,15	0,49	0,43	0,42	0,31	0,12	0,62	0,84	1,35	0,87	0,25	0,40
				6	0,11	0,51	0,40	0,39	0,37	0,12	0,74	0,76	1,03	0,79	0,24	0,32
				8	0,09	0,52	0,38	0,36	0,42	0,11	0,80	0,70	0,87	0,72	0,22	0,28
	2	0	0,5	2	0,47	0,67	0,26	0,18	0,65	0,19	0,96	0,26	0,27	0,38	0,28	0,29
				4	0,35	0,76	0,27	0,08	0,76	0,26	0,99	0,10	0,10	0,35	0,34	0,34
				6	0,29	0,81	0,28	0,05	0,80	0,27	0,99	0,06	0,06	0,35	0,34	0,34
				8	0,24	0,83	0,28	0,03	0,83	0,28	0,99	0,04	0,04	0,34	0,33	0,33
			4	2	0,25	0,42	0,36	0,36	0,21	0,05	0,51	0,85	1,66	0,86	0,12	0,23
				4	0,14	0,41	0,23	0,21	0,35	0,08	0,85	0,51	0,59	0,55	0,21	0,25
				6	0,11	0,44	0,17	0,14	0,42	0,09	0,94	0,32	0,33	0,39	0,22	0,23
				8	0,09	0,47	0,14	0,10	0,46	0,10	0,97	0,22	0,22	0,30	0,21	0,22
		0,75	0,5	2	0,51	0,71	0,39	0,32	0,67	0,25	0,94	0,46	0,48	0,55	0,36	0,38
				4	0,38	0,78	0,40	0,31	0,77	0,28	0,97	0,40	0,41	0,50	0,36	0,36
				6	0,30	0,82	0,40	0,31	0,81	0,28	0,98	0,37	0,38	0,49	0,35	0,35
				8	0,25	0,84	0,39	0,30	0,83	0,28	0,99	0,36	0,36	0,47	0,34	0,34
			4	2	0,29	0,48	0,43	0,42	0,27	0,10	0,55	0,86	1,55	0,88	0,22	0,39
				4	0,17	0,50	0,38	0,37	0,38	0,11	0,74	0,73	0,98	0,76	0,21	0,29
				6	0,13	0,52	0,36	0,35	0,43	0,11	0,82	0,66	0,80	0,69	0,21	0,25
				8	0,10	0,54	0,34	0,33	0,46	0,10	0,86	0,61	0,71	0,64	0,20	0,23

TABLEAU 2 *b* (suite)

h_P^2	t^2	ρ	u^2	k	$\tilde{S}$	Y_0	Y_1	Y_2	Y_3	Y_4	Y_3/Y_0	Y_2/Y_0	Y_2/Y_3	Y_1/Y_0	Y_4/Y_0	Y_4/Y_3
0,75	0,25	0	0,5	2	0,74	0,87	0,73	0,45	0,74	0,57	0,85	0,52	0,61	0,83	0,65	0,76
				4	0,67	0,94	0,72	0,18	0,92	0,70	0,98	0,19	0,20	0,77	0,74	0,75
				6	0,61	0,96	0,71	0,11	0,95	0,71	0,99	0,11	0,11	0,74	0,73	0,74
				8	0,55	0,96	0,70	0,08	0,96	0,70	0,99	0,08	0,08	0,73	0,72	0,72
			4	2	0,56	0,79	0,76	0,74	0,27	0,16	0,34	0,93	2,74	0,96	0,21	0,61
				4	0,35	0,75	0,54	0,45	0,60	0,30	0,79	0,60	0,75	0,72	0,39	0,49
				6	0,27	0,79	0,44	0,30	0,73	0,32	0,92	0,38	0,41	0,56	0,41	0,44
				8	0,23	0,81	0,39	0,22	0,78	0,32	0,96	0,27	0,28	0,48	0,40	0,41
		0,75	0,5	2	0,81	0,91	0,83	0,74	0,83	0,69	0,91	0,81	0,88	0,90	0,75	0,82
				4	0,72	0,95	0,81	0,68	0,93	0,72	0,98	0,71	0,72	0,85	0,75	0,76
				6	0,64	0,96	0,80	0,65	0,95	0,71	0,99	0,68	0,68	0,83	0,74	0,74
				8	0,58	0,97	0,79	0,64	0,96	0,70	0,99	0,66	0,66	0,81	0,72	0,73
			4	2	0,64	0,85	0,83	0,82	0,47	0,33	0,55	0,96	1,73	0,97	0,39	0,70
				4	0,43	0,85	0,77	0,75	0,68	0,35	0,80	0,88	1,09	0,90	0,41	0,51
				6	0,33	0,86	0,74	0,71	0,76	0,34	0,88	0,82	0,93	0,85	0,40	0,45
				8	0,27	0,87	0,71	0,68	0,80	0,33	0,92	0,78	0,85	0,81	0,38	0,41
	2	0	0,5	2	0,84	0,93	0,51	0,31	0,88	0,40	0,94	0,34	0,36	0,54	0,42	0,45
				4	0,75	0,96	0,57	0,14	0,95	0,55	0,98	0,15	0,15	0,60	0,58	0,58
				6	0,67	0,97	0,61	0,09	0,96	0,60	0,99	0,09	0,10	0,62	0,62	0,62
				8	0,60	0,97	0,62	0,07	0,97	0,61	0,99	0,07	0,07	0,63	0,63	0,63
			4	2	0,62	0,80	0,65	0,64	0,47	0,14	0,59	0,80	1,33	0,82	0,18	0,30
				4	0,40	0,80	0,45	0,38	0,71	0,25	0,88	0,47	0,53	0,56	0,31	0,35
				6	0,31	0,83	0,38	0,26	0,78	0,28	0,94	0,31	0,33	0,46	0,33	0,35
				8	0,26	0,84	0,34	0,19	0,82	0,28	0,97	0,23	0,23	0,41	0,34	0,34
		0,75	0,5	2	0,87	0,94	0,64	0,57	0,90	0,53	0,95	0,60	0,63	0,68	0,56	0,59
				4	0,78	0,96	0,68	0,56	0,95	0,60	0,98	0,58	0,59	0,70	0,62	0,62
				6	0,69	0,97	0,70	0,57	0,96	0,62	0,99	0,58	0,58	0,71	0,64	0,64
				8	0,62	0,97	0,70	0,57	0,97	0,63	0,99	0,58	0,58	0,72	0,64	0,64
			4	2	0,68	0,84	0,75	0,74	0,59	0,30	0,70	0,87	1,24	0,88	0,35	0,50
				4	0,47	0,86	0,69	0,67	0,75	0,31	0,87	0,77	0,88	0,80	0,36	0,41
				6	0,36	0,87	0,66	0,64	0,81	0,31	0,92	0,73	0,79	0,76	0,35	0,38
				8	0,29	0,88	0,65	0,62	0,84	0,30	0,94	0,70	0,74	0,73	0,34	0,36

— Efficacité des prédicteurs comparée à l'efficacité de la sélection entre valeurs observées des variétés synthétiques :

L'efficacité de tous les prédicteurs augmente lorsque l'influence du milieu diminue, et elle est souvent supérieure à la sélection entre valeurs observées des variétés synthétiques. L'intérêt théorique d'une sélection entre variétés n'apparaît qu'avec une forte héritabilité pour un faible nombre de constituants et avec une forte aptitude spécifique à la combinaison (ASC). La supériorité des prédicteurs pour une assez forte influence du milieu vient de la diminution de l'erreur expérimentale au niveau des moyennes $\bar{P}$, $\bar{C}$, $\bar{G}$. Il est alors logique que le prédicteur Y_0 , ou (P, C) , soit toujours plus efficace que la sélection entre variétés et soit le plus efficace des prédicteurs. De même, dès que $k > 2$ et u^2 faible, quels que soient les autres paramètres, le prédicteur $\bar{C}$ sera très efficace. Pour $k = 2$ et u^2 élevé, la sélection sur les valeurs S sera plus efficace que la sélection avec le prédicteur $\bar{C}$.

Le prédicteur Y_1 , ou $(\bar{P}, \bar{G})$, est souvent supérieur à la sélection entre valeurs S , sauf pour les situations à t^2 élevé, u^2 faible et $k \leq 6$. Les prédicteurs les plus mauvais sont évidemment $\bar{P}$ et $\bar{G}$. Le prédicteur G approche une certaine efficacité avec h_p^2 élevé, $k > 2$, u^2 et t^2 faibles (faible variance des valeurs en autofécondation et faible variance ASC). Il n'est toutefois inférieur à la sélection entre variétés que pour k faible. Le prédicteur $\bar{P}$ tend à être efficace dans des situations complémentaires : avec h_p^2 élevée, ρ élevé quels que soient k , t^2 , u^2 , ou pour $k = 2$ avec ρ faible et u^2 fort. Il est inférieur à la sélection entre valeurs S avec ρ faible et u^2 faible ou ρ fort, t^2 élevé, u^2 faible.

— Comparaison deux à deux des efficacités des principaux prédicteurs :

Nous ne considérons que les comparaisons les plus intéressantes.

— $\bar{C}/(\bar{P}, \bar{C})$: Le prédicteur $\bar{C}$ est souvent aussi efficace que le prédicteur $(\bar{P}, \bar{C})$, sauf pour un faible nombre de parents et une forte variabilité des valeurs en autofécondation. Mais dès que $k = 8$, les deux prédicteurs sont équivalents malgré une assez forte variation des effets génétiques.

— $\bar{P}/(\bar{P}, \bar{C})$: L'efficacité de $\bar{P}$ dépend avant tout de l'importance de u^2 (c'est-à-dire de σ_p^2). $(\bar{P})$ sera voisin de $(\bar{P}, \bar{C})$ dans les situations où le prédicteur $(\bar{C})$ est mauvais. Une forte ASC tend évidemment à diminuer l'efficacité relative de $(\bar{P})$; cependant, pour cela, il faut atteindre un fort t^2 combiné à u^2 faible et un faible nombre de parents.

— $(\bar{P}, \bar{G})/(\bar{P}, \bar{C})$. Le prédicteur $(\bar{P}, \bar{G})$ tend à être aussi efficace que $(\bar{P}, \bar{C})$ dans différentes situations : u^2 élevé, k faible (ou quel que soit k , avec ρ élevé), ou avec u^2 faible, k faible, t^2 faible. De fortes valeurs de ρ améliorent son efficacité. Son domaine de faible efficacité quel que soit k correspond à t^2 élevé (ASC forte), u^2 faible, ρ faible.

— $\bar{G}/(\bar{P}, \bar{G})$ (tabl. 4). Le prédicteur $\bar{G}$ tend à être aussi efficace que le prédicteur $(\bar{P}, \bar{G})$ avec u^2 faible. Avec u^2 élevé son efficacité apparaît pour k élevé (6, 8) et ρ faible, mais dès que $\rho > 0,25$, $u^2 > 1$, $(\bar{G})$ est assez nettement inférieur à $(\bar{P}, \bar{G})$.

— $\bar{P}/(\bar{P}, \bar{G})$. Le prédicteur $\bar{P}$ est assez efficace par rapport à $(\bar{P}, \bar{G})$ lorsque k est faible ($k = 2$), ou quel que soit k avec u^2 élevé ou ρ élevé. Dès que $u^2 > 0,50$ et $\rho \geq 0,25$ les 2 prédicteurs sont équivalents quel que soit k .

TABLEAU 3

Efficacité comparée des prédicteurs $(\bar{G})$, $(\bar{P})$, $(\bar{P} + \bar{G})$

h_p^2	ρ	u	k	$n = 10$			$n = 30$		
				G/PG	P/PG	P/G	G/PG	P/PG	P/G
0,25	0	0,5	2	0,72	0,68	0,94	0,72	0,68	0,93
			4	0,95	0,30	0,31	0,95	0,29	0,31
			6	0,98	0,19	0,19	0,98	0,18	0,18
			8	0,99	0,13	0,14	0,99	0,13	0,13
		4	2	0,13	0,99	7,15	0,14	0,99	7,05
			4	0,37	0,92	2,44	0,38	0,92	2,36
			6	0,55	0,83	1,50	0,57	0,82	1,43
			8	0,66	0,74	1,10	0,69	0,71	1,03
	0,75	0,5	2	0,65	0,83	1,27	0,65	0,83	1,26
			4	0,69	0,78	1,13	0,70	0,79	1,11
			6	0,69	0,76	1,10	0,71	0,77	1,07
			8	0,68	0,75	1,10	0,72	0,76	1,06
		4	2	0,24	0,97	3,93	0,25	0,97	3,87
			4	0,27	0,96	3,46	0,28	0,96	3,35
			6	0,28	0,96	3,33	0,30	0,96	3,17
			8	0,29	0,96	3,30	0,31	0,96	3,08
0,75	0	0,5	2	0,77	0,62	0,80	0,78	0,62	0,79
			4	0,96	0,26	0,27	0,96	0,25	0,26
			6	0,98	0,16	0,17	0,98	0,15	0,16
			8	0,99	0,12	0,12	0,99	0,11	0,11
		4	2	0,21	0,97	4,62	0,21	0,97	4,44
			4	0,51	0,85	1,67	0,55	0,83	1,51
			6	0,66	0,74	1,11	0,73	0,68	0,93
			8	0,73	0,67	0,91	0,82	0,56	0,68
	0,75	0,5	2	0,82	0,88	1,08	0,83	0,89	1,06
			4	0,85	0,83	0,97	0,88	0,83	0,94
			6	0,83	0,80	0,97	0,89	0,81	0,91
			8	0,77	0,78	1,00	0,89	0,80	0,90
		4	2	0,38	0,98	2,54	0,40	0,98	2,44
			4	0,40	0,97	2,37	0,45	0,97	2,14
			6	0,39	0,96	2,47	0,46	0,96	2,05
			8	0,35	0,96	2,73	0,47	0,96	2,03

TABLEAU 4

Rapport de l'efficacité de $(\bar{G})$ à $(\bar{G} + \bar{P})$
 $k = 2, 4, 8$ pour chaque combinaison de valeurs de ρ et u^2
 (en gras les valeurs $\geq 0,80$)

$h_P^2 = 0,25$					$h_P^2 = 0,50$			
$u^2 \downarrow \rho \rightarrow$	0	0,25	0,50	0,75	0	0,25	0,50	0,75
0,50	0,72	0,69	0,67	0,65	0,75	0,74	0,73	0,73
	0,95	0,86	0,78	0,70	0,95	0,90	0,84	0,78
	0,99	0,92	0,82	0,72	0,99	0,94	0,87	0,79
1,25	0,40	0,42	0,44	0,45	0,45	0,48	0,50	0,52
	0,79	0,66	0,57	0,50	0,83	0,72	0,64	0,58
	0,95	0,78	0,63	0,52	0,96	0,83	0,70	0,60
2	0,27	0,30	0,33	0,35	0,31	0,36	0,39	0,42
	0,64	0,52	0,45	0,39	0,69	0,59	0,52	0,47
	0,88	0,67	0,52	0,40	0,91	0,68	0,59	0,50
4	0,14	0,18	0,22	0,25	0,16	0,22	0,26	0,30
	0,38	0,33	0,30	0,28	0,44	0,39	0,36	0,34
	0,69	0,48	0,37	0,31	0,74	0,54	0,43	0,36

TABLEAU 5

Rapport de l'efficacité de la sélection sur la base de $(\bar{P})$ à l'efficacité
 de la sélection sur la base de $(\bar{G})$ avec $k = 2, 4, 8$
 pour chaque combinaison de ρ et u^2
 (en gras les valeurs $\leq 1,20$)

$h_P^2 = 0,25$					$h_P^2 = 0,50$			
$u^2 \downarrow \rho \rightarrow$	0	0,25	0,50	0,75	0	0,25	0,50	0,75
0,50	0,93	1,07	1,18	1,26	0,87	1,00	1,09	1,17
	0,31	0,61	0,87	1,11	0,29	0,56	0,81	1,03
	0,13	0,45	0,76	1,06	0,12	0,42	0,71	1,00
1,25	2,24	2,15	2,08	2,04	1,95	1,87	1,81	1,77
	0,75	1,15	1,49	1,77	0,66	1,00	1,30	1,55
	0,32	0,80	1,25	1,66	0,29	0,71	1,11	1,47
2	3,55	3,09	2,82	2,64	3,03	2,64	2,40	2,25
	1,19	1,63	1,99	2,28	1,02	1,40	1,71	1,96
	0,52	1,10	1,64	2,12	0,45	0,96	1,43	1,65
4	7,05	5,28	4,40	3,87	5,91	4,43	3,69	3,25
	2,36	2,79	3,11	3,35	2,00	2,36	2,63	2,83
	1,03	1,80	2,48	3,08	0,88	1,55	2,13	2,65

— $\bar{P}/\bar{G}$ (tabl. 5). Le prédicteur P est souvent aussi efficace et plus efficace que le prédicteur $\bar{G}$ pour un faible nombre de parents ou quel que soit k avec $u^2 > 0,50$ et $\rho \geq 0,25$. Cependant lorsque k augmente de 2 à 8 le domaine d'efficacité de $\bar{P}$ par rapport à $\bar{G}$ tend à diminuer.

— Discussion :

Le fait le plus original est de constater que dans bien des cas la sélection sur la base des prédicteurs est plus efficace que la sélection entre variétés synthétiques. Il apparaît aussi clairement l'intérêt qu'il y a à utiliser la valeur en autofécondation, associée à $\bar{C}$ ou $\bar{G}$. Les prédictions avec $\bar{C}$ ne pourront être utilisées qu'avec n faible ; dès que n sera grand, il ne sera possible que d'utiliser les prédicteurs avec (P, G), $\bar{G}$, $\bar{P}$. Ainsi, il est plus logique de comparer l'efficacité de $(\bar{P}, \bar{C})$ ou $\bar{C}$ avec n faible à l'efficacité de $(\bar{P}, \bar{G})$ avec n élevé : le domaine d'efficacité relative de $(\bar{P}, \bar{G})$ est alors sensiblement augmenté.

Dans la comparaison de $(\bar{P}, \bar{G})$ à $(\bar{P}, \bar{C})$ il faut aussi tenir compte de la structure expérimentale. Avec n individus, et r répétitions, il faudra $\frac{rn(n-1)}{2}$ parcelles pour le diallèle entre les n parents et seulement rn parcelles pour l'AGC. Compte tenu de l'influence du milieu et de la facilité de réalisation des tests d'AGC (top cross, poly-cross) par rapport au test diallèle, ne vaut-il pas mieux choisir le prédicteur $(\bar{P}, \bar{G})$ et avoir plus de répétitions pour les tests d'AGC, plutôt que de choisir $(\bar{P}, \bar{C})$ même avec peu de répétitions pour les croisements ? En effet, une partie de la supériorité du prédicteur $(\bar{P}, \bar{C})$ vient non pas de l'utilisation de l'ASC, mais de la diminution de la variance expérimentale qui est avec n grand, $\frac{2}{rk(k-1)} \sigma_e^2$ pour $\bar{C}$ et $\frac{1}{kr} \sigma_e^2$ pour $\bar{G}$ ou $\bar{P}$. Il semble alors plus logique de comparer l'efficacité de $(\bar{P} + \bar{C})$ avec n faible, sans répétition (faible héritabilité) à l'efficacité de $(\bar{P} + \bar{G})$ avec n élevé, et plusieurs répétitions (héritabilité forte). Le domaine d'efficacité pratique de $(\bar{P} + \bar{G})$ est donc encore augmenté. Dans ces conditions avec $k > 2$ il faudra une forte ASC et l'absence de corrélation entre P et G pour que $(\bar{P}, \bar{G})$ soit assez nettement inférieur à $(\bar{P}, \bar{C})$.

Avec les prédicteurs $(\bar{P}, \bar{G})$ ou $(\bar{P}, \bar{C})$ le problème sera alors de déterminer les coefficients de régression, bien que ceux-ci n'aient à être connus qu'en valeur relative. Ces coefficients devront être déterminés dans la population qui fait l'objet de la sélection. Il est permis de se demander quel avantage apporte le calcul de ces coefficients de régression par rapport à l'utilisation directe des coefficients théoriques, déterminés dans une situation à effets fixes, lorsqu'une prévision sans biais à partir de $\bar{P}$ et $\bar{C}$ (ou $\bar{G}$) est possible. On s'attend bien sûr à ce que l'approche statistique soit d'autant plus efficace que l'héritabilité sera faible.

Pour une héritabilité donnée (h_p^2 fixée à 0,25) en ce qui concerne le prédicteur $(\bar{P}, \bar{C})$, l'intérêt de la pondération statistique apparaît d'autant plus grand que k est faible ($= 2$), $u^2 = \sigma_p^2/4\sigma_g^2$ fort (> 1) et $t^2 = \sigma_s^2/2\sigma_g^2$ faible (< 1). Cependant même sans pondération statistique, la prévision reste très bonne. Par contre pour le prédicteur $(\bar{P}, \bar{G})$, toujours avec une faible héritabilité, l'intérêt de la pondération statistique est plus net, surtout pour les fortes valeurs de $\sigma_p^2/4\sigma_g^2$, il l'est aussi dans le domaine d'efficacité relative de $(\bar{G})$ (ρ faible, u^2 faible)

TABLEAU 6

Valeurs des héritabilités h_c^2 , h_g^2 , h_P^2 , h_C^2 , h_G^2 ,
en fonction des paramètres t^2 , u^2 , k , h_P^2 , n

t^2	u^2	k	h_P^2	h_c^2	h_g^2	$n = 10$			$n = 30$		
						h_P^2	h_C^2	h_G^2	h_P^2	h_C^2	h_G^2
0,25	0,5	2	0,25	0,29	0,14	0,21	0,26	0,12	0,23	0,28	0,13
		4				0,16	0,40	0,09	0,22	0,48	0,12
		6				0,11	0,42	0,06	0,21	0,58	0,11
		8				0,06	0,33	0,03	0,19	0,64	0,10
	4	2	0,25	0,04	0,02	0,21	0,04	0,01	0,23	0,04	0,01
		4				0,16	0,07	0,01	0,22	0,10	0,01
		6				0,11	0,08	0,00	0,21	0,15	0,01
		8				0,06	0,05	0,00	0,19	0,18	0,01
2	0,5	2	0,25	0,50	0,14	0,21	0,48	0,12	0,23	0,49	0,13
		4				0,16	0,54	0,09	0,22	0,60	0,12
		6				0,11	0,52	0,06	0,21	0,66	0,11
		8				0,06	0,42	0,03	0,19	0,70	0,10
	4	2	0,25	0,11	0,02	0,21	0,10	0,01	0,23	0,10	0,01
		4				0,16	0,12	0,01	0,22	0,16	0,01
		6				0,11	0,12	0,00	0,21	0,19	0,01
		8				0,06	0,08	0,00	0,19	0,22	0,01
0,25	0,5	2	0,75	0,78	0,60	0,71	0,76	0,55	0,73	0,78	0,58
		4				0,64	0,85	0,47	0,72	0,89	0,56
		6				0,54	0,86	0,37	0,70	0,92	0,54
		8				0,38	0,82	0,23	0,68	0,94	0,52
	4	2	0,75	0,31	0,15	0,71	0,28	0,13	0,73	0,30	0,14
		4				0,64	0,43	0,10	0,72	0,51	0,13
		6				0,54	0,44	0,07	0,70	0,61	0,13
		8				0,38	0,36	0,03	0,68	0,66	0,12
2	0,5	2	0,75	0,90	0,60	0,71	0,89	0,55	0,73	0,89	0,58
		4				0,64	0,91	0,47	0,72	0,93	0,56
		6				0,54	0,90	0,37	0,70	0,94	0,54
		8				0,38	0,86	0,23	0,68	0,95	0,52
	4	2	0,75	0,52	0,15	0,71	0,51	0,13	0,73	0,52	0,14
		4				0,64	0,57	0,10	0,72	0,63	0,13
		6				0,54	0,55	0,07	0,70	0,68	0,13
		8				0,38	0,45	0,03	0,68	0,72	0,12

pour de faibles valeurs de k et dans le domaine d'efficacité de $\bar{P}$ (u^2 élevé, ρ élevé) quel que soit k (tabl. 7). La prévision sans pondération statistique, utilisant $\bar{G}$ et $\bar{P}$ pourra se justifier pour une héritabilité moyenne à forte (0,50) pour un rapport $u^2 = \sigma_P^2/4\sigma_g^2 \leq 2$ et ρ faible (0,50), ou quel que soit ρ si u^2 est faible.

TABLEAU 7

Intérêt de la pondération statistique avec les prédicteur $\bar{P}$ et $\bar{G}$
 ($n = 30$) ($k = 2, 4, 8$)
 (en gras les valeurs $\leq 0,80$ justifiant une pondération)

$\rho \rightarrow$ $u^2 \downarrow$ $h_P^2 \rightarrow$	0		0,25		0,50		0,75	
	0,25	0,75	0,25	0,75	0,25	0,75	0,25	0,75
0,5	0,96	0,99	0,94	0,99	0,93	0,98	0,92	0,98
	0,99	0,99	0,94	0,99	0,87	0,97	0,81	0,94
	0,99	0,99	0,94	0,99	0,86	0,96	0,77	0,92
1,25	0,79	0,97	0,80	0,94	0,81	0,94	0,81	0,93
	0,88	0,97	0,80	0,94	0,70	0,89	0,65	0,84
	0,96	0,97	0,83	0,94	0,69	0,87	0,59	0,79
2	0,70	0,88	0,73	0,90	0,74	0,90	0,76	0,90
	0,77	0,95	0,67	0,86	0,60	0,81	0,56	0,77
	0,92	0,97	0,73	0,88	0,59	0,79	0,50	0,70
4	0,61	0,81	0,64	0,83	0,66	0,85	0,68	0,85
	0,55	0,76	0,50	0,72	0,47	0,69	0,45	0,66
	0,75	0,88	0,55	0,74	0,44	0,64	0,38	0,56

La pondération statistique ne serait donc pas toujours indispensable. Cependant, face à un matériel mal connu, il sera prudent de s'assurer s'il correspond à une situation où l'approche statistique se justifie. Celle-ci garde toujours l'avantage d'être indépendante de la situation génétique et des effets de la compétition. Elle présentera moins de risque que l'utilisation *a priori* de coefficients valables seulement dans des conditions précises.

DISCUSSION GÉNÉRALE

Il n'existe à notre connaissance que peu d'expériences pour montrer l'efficacité pratique de différents prédicteurs de la vigueur des variétés synthétiques. NEAL (1935), KINMAN et SPRAGUE (1945), KIESSELBACH (1960) ont montré chez le Maïs que la formule de WRIGHT était efficace pour prévoir la vigueur de variétés synthétiques à 2 constituants (F_2). CORKILL (1956) sur Ray-grass anglais est aussi arrivé à la conclusion que cette formule avait une assez bonne valeur de prévision. Comme dans ces expériences il est difficile d'exclure la présence d'épistasie, il semble que celle-ci

aurait peu d'effet sur la valeur de la prévision. Nous avons d'ailleurs précisé dans cette étude des situations où l'épistasie aurait peu d'effet. De plus, STUBER *et al.* (1973) ont montré sur Maïs que l'épistasie n'affecte pas trop l'efficacité des prédicteurs classiques utilisés pour des hybrides doubles.

Quelques expériences montrent l'efficacité du prédicteur $\bar{C}$. Dans ce type d'études, on peut inclure celles expliquant la Syn 2 en fonction de la Syn 1 dans la mesure où les plantes mères étaient autostériles. Ainsi les études de BEDDOWS (1959) sur Ray-grass anglais, de CARNAHAN (1960) sur Trèfle blanc, et de la Station de Lusignan montrent une assez bonne relation entre Syn 1 - Syn 2 ou Syn 1 - Syn 3. FUJIMOTO et MATSUMURA (1970) sur betterave à sucre ont montré que pour 3 parents et plus la prévision de la Syn 2 était bonne sur la base de $\bar{C}$ ou $\bar{G}$, et avec 3 parents elle était meilleure avec $\bar{C}$ qu'avec $\bar{G}$. PEARSON et ELLING (1961), THEURER et ELLING (1964) ont montré que chez la Luzerne le prédicteur $\bar{C}$ était assez inefficace pour le rendement mais par contre pouvait être efficace pour des caractères à hérédabilité assez forte. De même KEHR *et al.* (1961) sur Luzerne ont conclu à l'absence de valeur de prévision pour $\bar{G}$ mesurée en polycross. En ce qui concerne le prédicteur $\bar{P}$ nous ne connaissons pas de résultats montrant son efficacité directe. Cependant quelques études (JOHNSON et HOOVER, 1963; KALTON *et al.*, 1952; THOMAS et FRANKES, 1967) ont déjà montré que la valeur en autofécondation est souvent en liaison positive avec l'AGC. De plus, sur Maïs différentes expériences (CARANGAL *et al.*, 1971; DUCLOS et CRANE, 1968; HORNER *et al.*, 1969) ont montré que la valeur en autofécondation pouvait être aussi efficace que l'AGC pour l'amélioration des populations. Avec ces résultats et compte tenu de nos résultats théoriques, il semble logique d'admettre que le prédicteur $\bar{P}$ sera souvent aussi efficace que le prédicteur $\bar{G}$.

Les données expérimentales connues sur différentes espèces allogames (Maïs, plantes fourragères) montrent souvent une forte variance AGC par rapport à la variance ASC avec une assez bonne relation entre la valeur en autofécondation et l'AGC et une forte variance des valeurs en autofécondation. Ainsi, il semble que cela corresponde au domaine d'efficacité de ($\bar{P}$, $\bar{G}$). L'ASC bien que pouvant contribuer au progrès génétique (GALLAIS, 1973) sera toujours difficile à utiliser.

L'expression (13) de la valeur d'une variété composite réalisée avec un nombre limité de parents par souche (population) montre toutefois qu'une certaine utilisation de l'ASC est possible. Avec plusieurs populations (2 ou plus), en vue de la création de variétés synthétiques il est possible de retenir les individus sur la base de 3 caractères : leur AGC intrapopulation, leur valeur moyenne en combinaison avec la ou les autres populations et leur valeur en autofécondation. L'expression (14) montre chez les diploïdes en l'absence d'épistasie, dans une situation à effets fixes, comment il est possible de pondérer ces 3 quantités. Une approche statistique de la pondération pourrait aussi être réalisée. L'index ainsi obtenu pourra être utilisé à la fois pour une amélioration récurrente des populations (avec 2 populations ce sera le principe de la sélection récurrente réciproque classique) ou pour une prévision directe de la valeur des variétés synthétiques à créer. De nouvelles études théoriques et expérimentales seront nécessaires pour préciser l'efficacité d'une telle méthode.

Avec une seule population, avant de chercher à utiliser l'aptitude spécifique à la synthèse il apparaît d'après les résultats théoriques et expérimentaux que, dans une première étape, le sélectionneur devra plutôt chercher à utiliser au maximum

la variabilité de l'aptitude générale à la synthèse. Il pourra même améliorer son matériel pour ce critère par sélection récurrente. Ce n'est qu'en fin de sélection, avec un nombre limité de parents qu'il pourra chercher à utiliser les effets spécifiques susceptibles de rester. Dans ce cas, il pourra même envisager une sélection entre variétés synthétiques. Le coût de sa sélection en sera augmenté, le problème est donc à poser en termes économiques par rapport au progrès génétique attendu.

Reçu pour publication en août 1974.

SUMMARY

PREDICTION OF VIGOUR AND CHOICE OF PARENTS FOR A SYNTHETIC VARIETY

Some prediction formulae of a given synthetic variety are developed and discussed firstly from a fixed standpoint and secondly from a random sample standpoint, taking into account both genetic and environmental conditions.

In the first approach it appears that, for any ploidy level, the prediction using a linear relationship between vigour and parameters of the genetic structure is strictly valid only in the absence of epistasis and with homozygous parents. Taking into account the genetic effects estimated from the means $\bar{P}$ of the self-fertilization progeny of the parents, and $\bar{C}$ of all their possible crosses, this leads for diploids to the demonstration of the limit of the so-called « WRIGHT's formula », and for tetraploids to the development of further predictors. The concept of synthesising or varietal ability is generalized and discussed in relation with the problem of prediction. The case of composite varieties is envisaged.

The second approach is a statistical one. The problem is to find the best linear predictor from some characteristics of the parents : the means $\bar{P}$ of their progenies by self fertilization, $\bar{C}$ of all their possible crosses, and $\bar{G}$ of their general combining abilities. Theoretical expressions of the expected genetic gains are given for different predictors using such means. A numerical application allows the study of the relative efficiencies of the predictors. It appears that a statistical index with the general combining abilities of the parents and their values under self-fertilization can efficiently select among synthetics in a first stage of selection.

In conclusion the theoretical results are discussed in relation with the known experimental results. Some consequences for the plant breeding strategy are given.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- ALLARD R. W., 1960. *Principles of Plant Breeding*. N. Y., J. Wiley. 485 p., Chapter 24.
- BEDDOWS A. R., 1959. The effect of varying the number of parent plants on the behavior of synthetic varieties. *Rep. Welsh Plant Breed. Station* p. 21-25.
- BUSBICE THAD H., 1970. Predicting yield of synthetic varieties. *Crop Sci.*, **10**, 265-269.
- CARANGAL V. M., 1971. Comparison of S_1 with testcross evaluation for recurrent selection in Maize. *Crop Sci.*, **11**, 658-661.
- CARNAHAN H. L., 1960. A comparison of 1st and 2nd synthetic generation forage yields of Ladino white Clover in association with Bromegrass. *Agron. J.*, **52**, 302-303.
- COCKERHAM C. C., 1967. Prediction of double crosses from single crosses. *Der Züchter.*, **37**, 160-168.
- CORKILL L., 1956. The basis of synthetic strains of cross pollinated grasses. *Proc. 7th. Intern. Grassland Congr.*, 427-436.
- DESSUREAUX L., GALLAIS A., 1971. Evolution of fertility in advanced generations of an Alfalfa single cross hybrid. *Can. J. Genet. Cytol.*, **13**, 834-841.
- DUCLOS L. A., CRANE P. L., 1968. Comparative performance of top crosses and S_1 progenies for improving populations of Corn. *Crop Sci.*, **8**, 191-194.

- EBERHART S. A., 1964. Theoretical relations among single, three-way and double cross hybrids. *Biometrics*, **20**, 522-539.
- FUJIMOTO F., MATSUMURA T., 1970. Studies on the breeding method of synthetic varieties in sugar beet. III. Performance of synthetic varieties and number of component strains. *Jap. J. Breed.*, **20**, 6, 359-364.
- GALLAIS A., 1967. Évolution de la vigueur des variétés synthétiques diploïdes au cours des générations de multiplication. I. En panmixie. *Ann. Amélior. Plantes*, **17**, 291-301.
- GALLAIS A., 1968. Évolution de la vigueur des variétés synthétiques tétraploïdes au cours des générations de multiplication. I. En panmixie. *Ann. Amélior. Plantes*, **18**, 5-15.
- GALLAIS A., 1970. Évolution de la vigueur des variétés synthétiques diploïdes au cours des générations de multiplication. II. Avec déviations par rapport à la panmixie. *Ann. Amélior. Plantes*, **20**, 5-26.
- GALLAIS A., 1971 a. Nouvelle contribution à l'étude de la vigueur des variétés synthétiques tétraploïdes dans le cas de panmixie. *Ann. Amélior. Plantes*, **21**, 141-168.
- GALLAIS A., 1971 b. Évolution de la vigueur des variétés synthétiques diploïdes au cours des générations de multiplication. III. Influence de l'épistasie et du linkage, dans le cas de panmixie et de croisement préférentiel. *Ann. Amélior. Plantes*, **21**, 343-371.
- GALLAIS A., 1974 a. Covariances between arbitrary relatives with linkage and epistasis in the case of linkage disequilibrium. *Biometrics*, **30**, 429-446.
- GALLAIS A., 1974 b. Covariances between arbitrary relatives in autotetraploids with panmictic disequilibrium. *Genetics*, **76**, 587-600.
- GALLAIS A., 1974 c. Selection among synthetics. *Theor. appl. Genet.*, **44**, 24-30.
- GILLOIS M., 1964. *La relation d'identité en génétique*. Thèse Fac. Sci. Paris, 295 p.
- GRIFFING B., 1967. Selection in reference to biological groups. I. Individual and group selection applied to population of unordered groups. *Aust. J. Biol. Sci.*, **20**, 127-39.
- HARRIS D. L., 1964. Genotypic covariances between inbred relatives. *Genetics*, **50**, 1319-1348.
- HILL R. R., 1966. Designs to estimate effects of clone substitution in Alfalfa synthetics. *Crop Sci.*, **6**, 471-73.
- HILL R. R. JR., LEATH K. T., ZEIDERS K. E., 1972. Combining ability among four clone Alfalfa synthetics. *Crop Sci.*, **12**, 627-630.
- HORNER E. S., CHAPMAN W. H., LUTRICK M. C., LUNDY H. W., 1969. Comparison of selection based on yield of topcross progenies and S_3 progenies in Maize. *Crop Sci.*, **9**, 539-541.
- JOHNSON I. J., HOOVER M. M. JR., 1953. Comparative performance of actual and predicted synthetic varieties in Sweetclover. *Agron. J.*, **45**, 595-598.
- KALTON R. R., SMIT A. G., LEFFEL R. C., 1952. Parent inbred progeny relationships of selected orchard grass clones. *Agron. J.*, **44**, 481-486.
- KEHR W. R., GRAUMANN H. O., LOWE C. C., GARDNER C. O., 1961. The performance of Alfalfa synthetics in the first and advanced generations. *Univer. Nebraska, Res. Bull.*, **200**.
- KEMPTHORNE O., 1957. *An introduction to genetic statistics*. J. Wiley and Sons, 545 p.
- KINMAN M. L., SPRAGUE J. F., 1945. Relation between number of parental lines and theoretical performance of synthetic varieties of Corn. *J. Amer. Soc. Agron.*, **37**, 341-351.
- KIESSELBACH T. A., 1960. Performance of advanced generations Corn hybrids. *Agron. J.*, **52**, 29-32.
- MOCHIZUKI N., 1970. Theoretical approach for the choice of parents and their number to develop a highly productive synthetic variety in Maize. *Jap. J. Breed.*, **20**, 105-109.
- NEAL N. P., 1935. The decrease in yielding capacity in advanced generations of hybrid Corn. *J. Amer. Soc. Agron.*, **27**, 666-670.
- PEARSON L. C., ELLING L. J., 1961. Predicting synthetic varietal performance in Alfalfa from clonal cross data. *Crop Sci.*, **1**, 263-266.
- STUBER C. W., WILLIAMS W. P., MOLL R. H., 1973. Epistasis in Maize. III. Significance in predictions of hybrid performances. *Crop Sci.*, **13**, 195-200.
- THEURER J. C., ELLING L. J., 1964. Comparative performance of diallel crosses and related second generation synthetics of Alfalfa, *Medicago sativa* L. III. Forage yield. *Crop Sci.*, **4**, 25-28.
- THOMAS J. R., FRAKES R. V., 1967. Clonal and progeny evaluation in two populations of tall Fescue. *Crop Sci.*, **7**, 55-58.
- WRIGHT A. J., 1973. The selection of parents for synthetic varieties of out-breeding diploid crops. *Theor. appl. Genet.*, **43**, 79-82.
- WRIGHT S., 1922. The effects of inbreeding and cross breeding on guinea pigs. *U. S. D. A. Bull.*, **1121**.
- Z. Station d'Amélioration des Plantes Fourragères. Lusignan (France). Rapport 1969-1971. Fourrages.

ANNEXE

Calcul des efficacités relatives des différents prédicteurs
(situation de diploïdie, absence épistasie)

$$\begin{aligned} S &= 1/k \bar{P} + (1 - 1/k) \bar{C} \\ \text{cov } \bar{C}S &= 1/k \text{cov } \bar{P}\bar{C} + (1 - 1/k) \sigma_{\bar{C}}^2 \\ \text{cov } \bar{P}S &= 1/k \sigma_{\bar{P}}^2 + (1 - 1/k) \text{cov } \bar{P}\bar{C} \end{aligned}$$

$\sigma_{\bar{C}}^2$ et $\sigma_{\bar{P}}^2$ représentent respectivement les variances génétiques de la moyenne des croisements et de la moyenne des autofécondations. Les variances phénotypiques correspondantes seront notées $\text{var } \bar{C}$ et $\text{var } \bar{P}$.

Calcul de cov $Y_i S$ (i de 0 à 4, indice du prédicteur Y)

$$1. \text{cov } Y_0 S = \frac{1}{k} b_P \sigma_{\bar{P}}^2 + \{ b_P (1 - 1/k) + b_C 1/k \} \text{cov } \bar{P}\bar{C} + b_C (1 - 1/k) \sigma_{\bar{C}}^2$$

D'après les expressions (15), il résulte après transformation :

$$b_P = \sigma_{\bar{C}}^4 s \left\{ \frac{1}{h_{\bar{C}}^2} K_{\bar{P}} - \rho_{\bar{P}\bar{C}} K_{\bar{C}} \right\} / kD$$

$$b_C = \sigma_{\bar{C}}^4 s^2 \left\{ \frac{1}{h_{\bar{P}}^2} K_{\bar{C}} - \rho_{\bar{P}\bar{C}} K_{\bar{P}} \right\} / kD$$

avec

$$s = \sigma_{\bar{P}} / \sigma_{\bar{C}} \quad \rho_{\bar{P}\bar{C}} = \frac{\text{cov } \bar{P}\bar{C}}{\sigma_{\bar{P}} \sigma_{\bar{C}}}$$

$$h_{\bar{P}}^2 = \frac{\sigma_{\bar{P}}^2}{\text{var } \bar{P}} \quad h_{\bar{C}}^2 = \frac{\sigma_{\bar{C}}^2}{\text{var } \bar{C}}$$

$$K_{\bar{P}} = s + (k - 1) \rho_{\bar{P}\bar{C}} \quad K_{\bar{C}} = s \rho_{\bar{P}\bar{C}} + (k - 1)$$

et D est le dénominateur des expressions (15). D'où

$$\text{cov } Y_0 S = \frac{\sigma_{\bar{C}}^6}{k^2 D} s^2 \left(\frac{K_{\bar{P}}^2}{h_{\bar{C}}^2} + \frac{K_{\bar{C}}^2}{h_{\bar{P}}^2} - 2 \rho_{\bar{P}\bar{C}} K_{\bar{P}} K_{\bar{C}} \right)$$

2. $\text{cov } Y_1 S$ se déduit de $\text{cov } Y_0 S$ en remplaçant $\bar{C}$ par $\bar{G}$ et s par $u = \sigma_{\bar{P}} / \sigma_{\bar{G}}$

$$3. \text{cov } Y_2 S = b_P' \frac{s \sigma_{\bar{C}}^2}{k} K_{\bar{P}}$$

b_P' s'élimine dans le rapport Δ_2 / Δ_s

$$4. \text{cov } Y_3 S = b_C' \frac{\sigma_{\bar{C}}^2}{k} K_{\bar{C}}$$

5. $\text{cov } Y_4 S$ se déduit de $\text{cov } Y_3 S$ en remplaçant $\bar{C}$ par $\bar{G}$ et s par u

Calcul de σ_Y^2 et de σ_S^2

$$1. \sigma_{Y_0}^2 = \frac{\sigma_C^{10} s^4}{k^2 h_P^2 h_C^2 D^2} (1 - \rho_P^2 \bar{C} h_C^2 h_P^2) \left(\frac{K_P^2}{h_C^2} + \frac{K_C^2}{h_P^2} - 2 \rho_P \bar{C} K_P K_C \right)$$

$$2. \sigma_{Y_1}^2 \text{ se déduit de } \sigma_{Y_0}^2 \text{ en remplaçant } \bar{C} \text{ par } \bar{G} \text{ et } s \text{ par } u.$$

$$3. \sigma_{Y_2}^2 = b_P'^2 \frac{s^2}{h_P^2} \sigma_C^2$$

$$4. \sigma_{Y_3}^2 = b_C'^2 \frac{\sigma_C^2}{h_C^2}$$

$$5. \sigma_{Y_4}^2 \text{ se déduit de } \sigma_{Y_3}^2 \text{ en remplaçant } \bar{C} \text{ par } \bar{G}.$$

$$6. \sigma_S^2 = E(\tilde{S}^2) - E(\tilde{S} S_{ijkl} \dots) \quad (\tilde{S} \text{ étant la valeur observée variété synthétique})$$

or avec n parents il y a $N = \frac{n!}{k!(n-k)!}$ synthétiques à k parents,

$$\text{d'où } \sigma_S^2 = \sigma_S^2 + \left(1 - \frac{1}{N}\right) \sigma_e^2$$

$$\sigma_S^2 = 1/k^2 \sigma_P^2 + (1 - 1/k)^2 \sigma_C^2 + \frac{2(k-1)}{k^2} \text{cov } \bar{P} \bar{C} = \frac{\sigma_C^2}{k^2} \{s^2 + (k-1)^2 + 2(k-1)s \rho_P \bar{C}\}$$

Calcul de $\text{var } \bar{P}$, $\text{var } \bar{C}$, $\text{var } \bar{G}$, $\text{cov } \bar{P} \bar{C}$ et $\text{cov } \bar{P} \bar{G}$

Pour simplifier nous ne considérons que le cas $k = 4$. Par induction, nous extrapolerons à n'importe quelle valeur de k .

Posons $n - i = n_i$ (ou $k - i = k_i$). Parmi les N synthétiques possibles il y en a :

$$N_0 = 1 \cdot \frac{n_4 n_5 n_6 n_7}{4!} \quad \text{avec aucun parent en commun}$$

$$N_1 = k \frac{n_4 n_5 n_6}{3!} \quad \text{—} \quad 1 \quad \text{—} \quad \text{—}$$

$$N_2 = \frac{k k_1}{2!} \frac{n_4 n_5}{2!} \quad \text{—} \quad 2 \quad \text{—} \quad \text{—}$$

$$N_3 = \frac{k k_1 k_2}{3!} n_4 \quad \text{—} \quad 3 \quad \text{—} \quad \text{—}$$

$$N_4 = 1 \cdot 1 \quad \text{—} \quad 4 \quad \text{—} \quad \text{—}$$

$$\text{var } \bar{P} = E(\bar{P}_{ijkl}^2) - E(\bar{P} \bar{P}_{ijkl})$$

$$E(\bar{P}_{ijkl}) = m^2 + \text{cov}_4 + \sigma_{\bar{P}}^2$$

$$E(\bar{P} \bar{P}_{ijkl}) = m^2 + (N_1 \text{cov}_1 + N_2 \text{cov}_2 + N_3 \text{cov}_3 + N_4 \text{cov}_4 + \sigma_{\bar{P}}^2)/N$$

$\text{cov}_1, \text{cov}_2, \text{cov}_3, \text{cov}_4$ représentent les covariances des valeurs $\bar{P}$ relatives aux variétés synthétiques ayant 1, 2, 3, 4 parents en commun. Le même calcul peut-être fait pour $\text{var } \bar{C}$ et $\text{cov } \bar{P} \bar{C}$ (pour cette dernière, il n'y aura pas d'effet de l'erreur expérimentale). Les expressions des $\text{cov}_1, \text{cov}_2, \text{cov}_3, \text{cov}_4$ sont données ci-après.

	var $\bar{P}$	var $\bar{C}$	cov $\bar{P} \bar{C}$
cov 1	$1/k^2 \sigma_P^2$	$1/k^2 4\sigma_g^2$	$2/k^2 \text{cov Pg}$
cov 2	$2/k^2 \sigma_P^2$	$2/k^2 4\sigma_g^2 + \left(\frac{2}{kk_1}\right)^2 \left(\frac{2}{2}\right) \sigma_s^2$	$4/k^2 \text{cov Pg}$
cov 3	$3/k^2 \sigma_P^2$	$3/k^2 4\sigma_g^2 + \left(\frac{2}{kk_1}\right)^2 \left(\frac{3}{2}\right) \sigma_s^2$	$6/k^2 \text{cov Pg}$
cov 4	$4/k^2 \sigma_P^2$	$4/k^2 4\sigma_g^2 + \left(\frac{2}{kk_1}\right)^2 \left(\frac{4}{2}\right) \sigma_s^2$	$8/k^2 \text{cov Pg}$

Après simplification et extrapolation :

$$\text{var } \bar{P} = \frac{n-k}{n} \frac{1}{k} \sigma_P^2 + \left(1 - \frac{1}{N}\right) \frac{1}{k} \sigma_e^2$$

$$\text{var } \bar{C} = \frac{n-k}{n} \frac{4}{k} \sigma_g^2 + 2 \left(\frac{1}{kk_1} - \frac{1}{nn_1}\right) \sigma_s^2 + \frac{2}{kk_1} \left(1 - \frac{1}{N}\right) \sigma_e^2$$

$$\text{var } \bar{G} = \frac{n-k}{n} \frac{4}{k} \sigma_g^2 + \frac{1}{k} \left(1 - \frac{1}{N}\right) \sigma_e^2$$

$$\text{cov } \bar{P} \bar{C} = \text{cov } \bar{P} \bar{G} = \frac{n-k}{n} \frac{2}{k} \text{cov Pg}$$

Calcul des efficacités relatives

$$\frac{\Delta_0}{\Delta_s} = \sqrt{\frac{K_{\bar{P} \bar{C}}}{H_{\bar{P} \bar{C}} K_s}}$$

avec $K_s = s^2 + 2(k-1)s \rho_{\bar{P} \bar{C}} + (k-1)^2$

$$H_{\bar{P} \bar{C}} = 1 - h_P^2 h_C^2 \rho_{\bar{P} \bar{C}}^2$$

$$K_{\bar{P} \bar{C}} = h_P^2 K_P^2 + h_C^2 K_C^2 - 2h_P^2 h_C^2 K_P K_C \rho_{\bar{P} \bar{C}}$$

$$\frac{\Delta_1}{\Delta_s} = \sqrt{\frac{K_{\bar{P} \bar{G}}}{H_{\bar{P} \bar{G}} K_s}} \frac{s}{u}$$

$K_{\bar{P} \bar{G}}$ et $H_{\bar{P} \bar{G}}$ se déduisant respectivement de $K_{\bar{P} \bar{C}}$ et de $H_{\bar{P} \bar{C}}$ en remplaçant $\bar{C}$ par $\bar{G}$

$$\frac{\Delta_2}{\Delta_s} = h_{\bar{P}} \frac{K_{\bar{P}}}{\sqrt{K_s}}$$

$$\frac{\Delta_3}{\Delta_s} = h_{\bar{C}} \frac{K_{\bar{C}}}{\sqrt{K_s}}$$

$$\frac{\Delta_4}{\Delta_s} = h_{\bar{G}} \frac{s}{u} \frac{K_{\bar{G}}}{\sqrt{K_s}}$$

$$\frac{\Delta_s}{\Delta_s} = h_s$$

Autres éléments

$$\varphi_{\overline{P}\overline{C}} = \varphi_{Pg} \frac{s}{u}$$

$$h_P^2 = \frac{1}{1 + \frac{n}{n-k} \left(1 - \frac{1}{N}\right) \frac{1-h_P^2}{h_P^2}} \quad h_C^2 = \frac{1}{1 + \frac{2s^2}{k-1} \frac{n}{n-k} \left(1 - \frac{1}{N}\right) \frac{1-h_P^2}{h_P^2}}$$

$$h_G^2 = \frac{1}{1 + 4u^2 \frac{n}{n-k} \left(1 - \frac{1}{N}\right) \frac{1-h_P^2}{h_P^2}} \quad h_S^2 = \frac{1}{1 + \frac{k^3 s^2}{K_S} \frac{n}{n-k} \left(1 - \frac{1}{N}\right) \frac{1-h_P^2}{h_P^2}}$$

$$s^2 = \frac{u^2}{1 + \frac{t^2}{n-k} \left(\frac{n}{k-1} - \frac{k}{n-1} \right)}$$

CONSÉQUENCES D'UNE ATTAQUE
DE *SEPTORIA NODORUM* (BERK.)
SUR LA FORMATION DU GRAIN
CHEZ *TRITICUM AESTIVUM* (L.)
ET CHEZ *AEGILOPS VENTRICOSA* (TAUSCH.).
INCIDENCES EN SÉLECTION

M. TROTTET, Françoise DOSBA et G. DOUSSINAULT
avec la collaboration technique de Anne Marie TANGUY

Station d'Amélioration des Plantes,
Centre de Recherches de Rennes, I. N. R. A.,
Domaine de la Motte-au-Vicomte
B.P. 29, 35650 Le Rheu

RÉSUMÉ

L'étude comparative des courbes d'accumulation de la matière sèche dans le grain et des surfaces nécrosées de la dernière feuille et de l'épi chez deux lignées de Blé tendre et deux lignées d'*Aegilops ventricosa* (soumises à la contamination naturelle par *Septoria nodorum* ou protégées de celle-ci par un fongicide systémique) a montré que :

— l'accumulation de la matière sèche dans le grain n'est pas perturbée par *S. nodorum* chez le Blé tant que 80 p. 100 de la surface de la dernière feuille ne sont pas nécrosés ;

— chez les *Ae. ventricosa*, le « palier » de poids d'eau est plus long que chez les blés ; il n'y a d'accident dans la courbe d'accumulation de la matière sèche que si 50 p. 100 de la surface de l'épi sont nécrosés.

Il en découle que les notations visuelles doivent être réalisées en tenant compte de l'évolution physiologique du grain. Après la fin du « palier » de poids d'eau, les notations ne sont plus nécessaires.

Actuellement, la généralisation des rotations céréalières intensives dans la moitié Nord de la France augmente le développement de certains parasites considérés comme secondaires il y a seulement quelques années ; c'est le cas, en particulier, des Septorioses, et surtout de celle provoquée par *Septoria nodorum* BERK. Ce champignon attaque toutes les parties aériennes de la plante et provoque des nécroses caractéristiques (fig. 1 et 2). Les symptômes peuvent être observés sur coléoptile dès

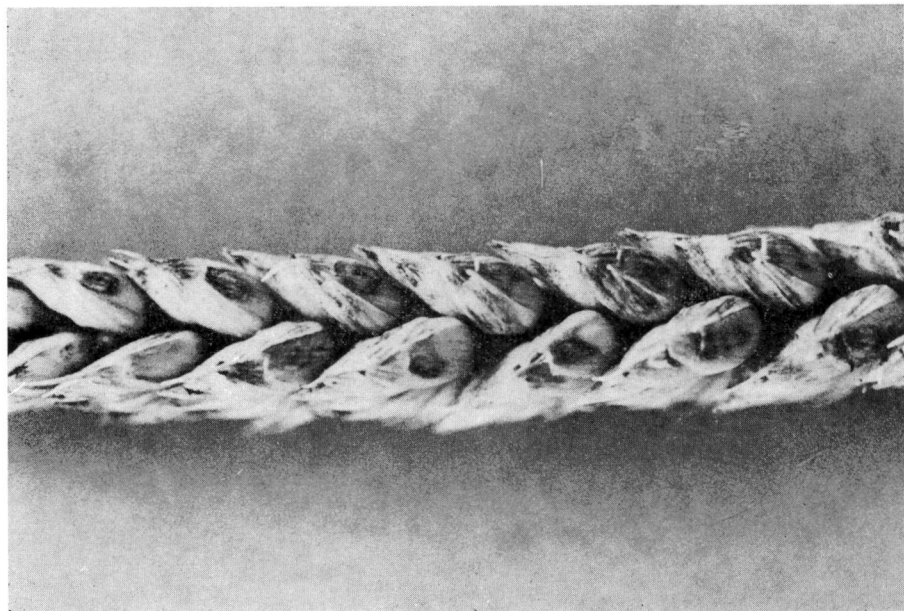


FIG. 2. — *S. nodorum* sur épi de blé

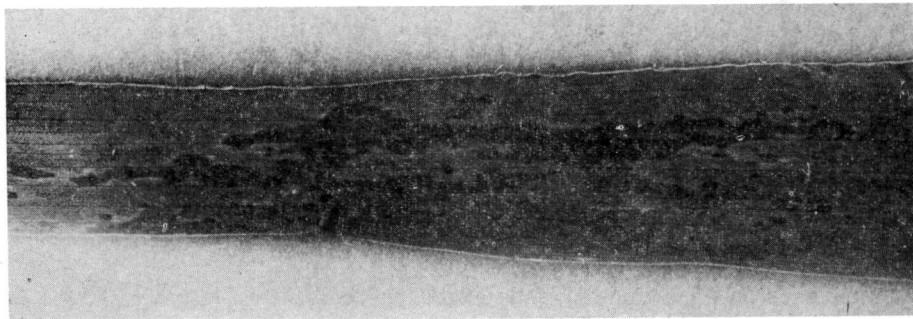


FIG. 1. — *S. nodorum* sur feuille

la germination, mais le développement de la maladie se produit surtout à partir de l'épiaison. Sur les feuilles, et sur les gaines, on peut observer des taches chlorotiques qui deviennent brun clair à brun foncé et peuvent s'étendre à toute la surface (BECKER, 1963). Au niveau des épis ; on observe de petites taches brunes irrégulières à l'extrémité des glumes, qui peuvent être complètement envahies ; des pycnides apparaissent dans les tissus nécrosés. Le mycélium traverse les enveloppes florales et peut atteindre le grain qui est très échaudé après une forte attaque précoce.

BRÖNNIMANN (1968) a étudié l'influence de la Septoriose sur les composantes du rendement chez le Blé tendre. Le nombre d'épis par plante n'est pas modifié et le nombre de grains par épi est peu affecté. L'action du parasite sur le rendement entraîne principalement la diminution du poids de mille grains. Le parasite agit donc sur l'accumulation de la matière sèche dans le grain à condition toutefois que l'attaque ait lieu avant la fin du palier de poids d'eau (DOUSSINAULT *et al.*, 1973).

Chez les blés tendres, le niveau de résistance vis-à-vis de *S. nodorum* est généralement faible ; la variabilité au sein de l'espèce paraît réduite (SHIPTON *et al.*, 1971 ; KRUPINSKY *et al.*, 1972). A Rennes, les lignées VPM [(*Ae. ventricosa* × *T. persicum*) × Marne^a], certaines lignées (VPM × « Moisson ») et divers Aegilops dont quelques lignées d'*Ae. ventricosa* TAUSCH. présentent un bon comportement au champ vis-à-vis de ce parasite.

La présente étude a pour but de comparer les modalités d'accumulation de la matière sèche dans le grain chez des plantes attaquées par la Septoriose et chez des plantes protégées par un fongicide. L'objectif est de préciser la relation entre la baisse du poids de 1 000 grains et l'observation des symptômes dus à la Septoriose sur la dernière feuille et l'épi.

I. — MATÉRIEL ET MÉTHODES

Deux lignées de Blé tendre, « Capitole » et (VPM × « Moisson ») 4.2.16.1.7, et deux lignées d'*Aegilops ventricosa*, vent. I et vent. II ont été étudiées.

Ces quatre lignées sont de même précocité, l'anthèse se produisant le 5 juin pour les blés, et le 4 juin pour les Aegilops.

Pour chaque variété, deux parcelles de cinq lignes de 4,50 m ont été implantées, le 10 novembre 1972. L'écartement était de 25 cm entre les lignes et de 5 cm sur la ligne pour permettre d'individualiser les plantes. Les parcelles ont reçu 120 unités d'acide phosphorique et de potasse au semis, et 50 unités d'azote au tallage.

L'une d'elles a subi la contamination naturelle, l'autre a été protégée les 17 avril, 24 mai et 7 juin par trois traitements fongicides réalisés avec un produit contenant 25 p. 100 de méthyl thiophanate et 50 p. 100 de manèbe (à la dose de 4 kg du produit commercial/ha).

Les observations ont été faites sur des épis marqués à la floraison

Les prélèvements ont eu lieu trois fois par semaine, à partir du 18 juin. Chaque épi a été prélevé avec sa dernière feuille le matin vers 10 heures et placé dans un sachet en polyéthylène pour éviter la dessiccation ; 10 épis ont été prélevés par traitement et par variété.

Les épis ont été battus individuellement ; on a prélevé, pour les blés, les deux premiers grains de chaque épillet et pour les Aegilops tous les grains. Immédiatement après leur prélèvement, les grains de chaque épi étaient comptés et pesés. La matière sèche était déterminée après passage à l'étude à 105°C, jusqu'à poids constant.

Pour la dernière feuille correspondant à chaque épi, la surface totale et la partie nécrosée par la Septoriose ont été mesurées au planimètre jusqu'au moment où la sénescence des tissus a rendu les mesures impossibles. La surface relative de la nécrose de l'épi était évaluée visuellement.

II. — RÉSULTATS

I. — Surface de la dernière feuille

Pour les deux lignées de Blé tendre, l'évolution de la nécrose foliaire (fig. 3) suit une courbe de type sigmoïde. Elle est lente jusqu'à ce que 20 p. 100 de la surface foliaire soit nécrosée ; ensuite la nécrose gagne la moitié de la feuille en deux à cinq jours et détruit complètement cette dernière après dix jours environ.

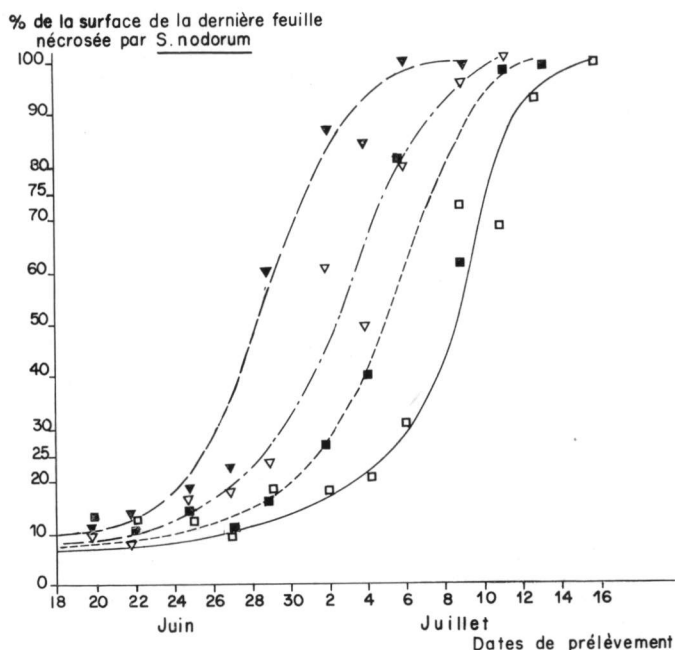


FIG. 3. — Évolution de la nécrose foliaire (dernière feuille) due à *S. nodorum* chez « Capitole » et VPM x Moisson 4.2.16.1

« Capitole » { Parcelle protégée ▽ — — — ▽
 Parcelle non protégée ▼ — — — ▲
 « VPM x Moisson » { Parcelle protégée □ — — — □
 Parcelle non protégée ■ — — — ■

La phase d'extension rapide de la nécrose débute chez la lignée (VPM x « Moisson ») cinq jours après celle de « Capitole ». Pour les deux lignées, la protection foliaire par un fongicide retarde de trois jours le début de cette phase. Chez les Aegilops, le même type de courbe a été observé (fig. 4). L'évolution de la nécrose foliaire de vent. II est décalée de cinq jours par rapport à celle de vent. I, et les traitements fongicides ont retardé de deux jours l'évolution des nécroses chez les deux Aegilops. Toutefois, pour la lignée vent. I, la nécrose foliaire a débuté précocement ; pour la lignée vent. II, l'évolution de la nécrose est beaucoup plus rapide que chez le Blé : il n'y a pas de phase d'extension lente de la nécrose chez les Aegilops.

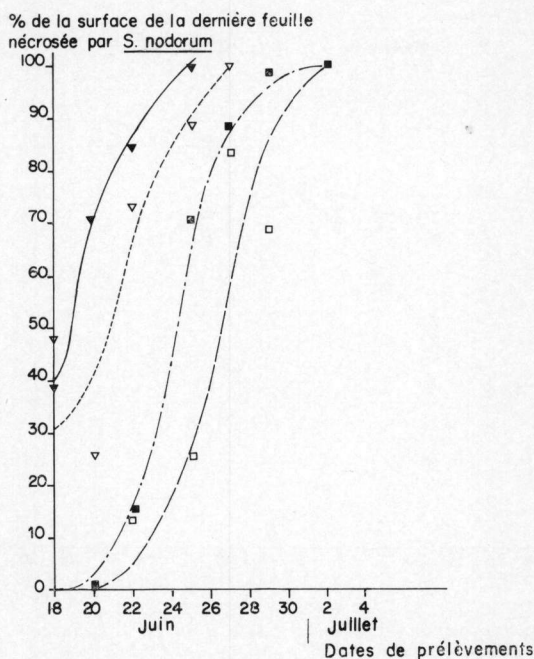


FIG. 4. — Évolution de la nécrose foliaire (dernière feuille) due à *S. nodorum* chez *Ae. ventricosa* nos vent. I et vent. II

« vent. I » { Parcelle protégée ▽ — — — — ▽
 Parcelle non protégée ▼ — — — — ▼
 « vent. II » { Parcelle protégée □ — — — — □
 Parcelle non protégée ■ — — — — ■

2. — Accumulation de la matière sèche dans le grain

Depuis les travaux de GESLIN et JONARD (1948), on distingue trois phases dans l'accumulation de la matière sèche dans le grain en formation :

- une phase de multiplication cellulaire durant laquelle les poids d'eau et de matière sèche augmentent dans le grain (12-15 jours) ;
- une phase d'enrichissement en glucides et en protides où le poids d'eau reste constant (« palier » de poids d'eau) alors que la matière sèche augmente rapidement (12-15 jours) ;
- une phase de dessiccation où le poids d'eau diminue tandis que la matière sèche qui augmente encore un peu finit par se stabiliser.

La phase du palier de poids d'eau est une période critique pour le développement du grain de Blé. Tout incident qui vient perturber la physiologie de la plante pendant cette période a des conséquences importantes sur l'accumulation de la matière sèche.

On observe pour les 4 variétés un infléchissement du poids d'eau du 29 juin au 4 juillet (fig. 5 et 6, et fig. 7 et 8). Ce phénomène ressemble à celui qui a été décrit par ÉCOCHARD *et al.* (1954) dans le cas d'une attaque de Rouille noire associée à un échaudage physiologique. D'après GESLIN et JONARD (1948), cet accident peut

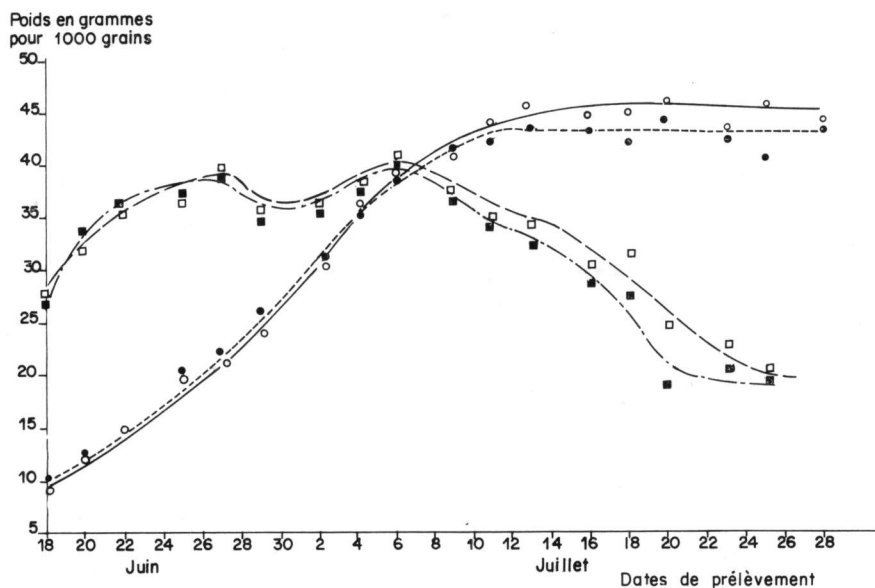


FIG. 5. — Évolution de la matière sèche et du poids d'eau dans le grain chez « VPM x Moisson » 4.2.16.1

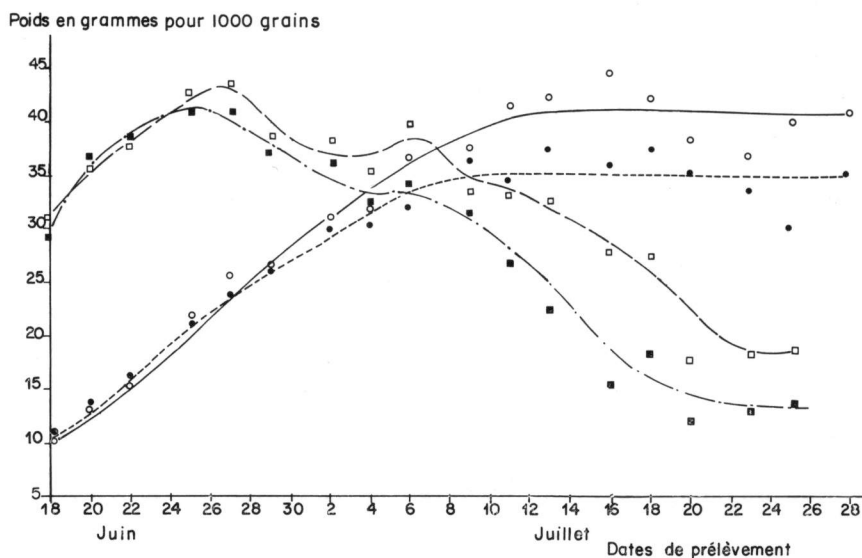


FIG. 6. — Évolution de la matière sèche et du poids d'eau dans le grain chez « Capitole »

Poids de la matière sèche { Parcelle protégée ○ ——— ○
Parcelle non protégée ● - - - - ●

Poids d'eau { Parcelle protégée □ ——— □
Parcelle non protégée ■ - - - - ■

intervenir chez le Blé lorsque la température maximale demeure supérieure à 30°C pendant deux jours. Dans le cas présent, on ne peut donc pas incriminer des températures élevées, pour expliquer ce phénomène (tabl. 1) ⁽¹⁾. De plus, les réserves en eau du sol (précipitations normales en mai) ne constituent pas un facteur

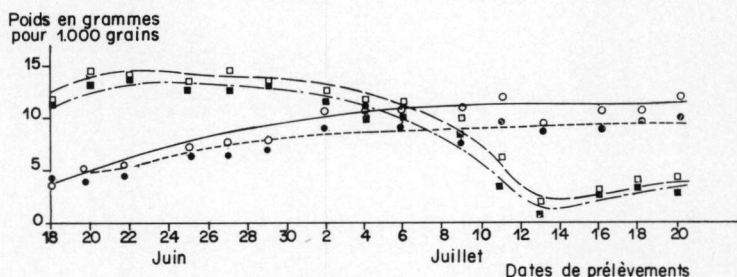


FIG. 7. — Évolution de la matière sèche et du poids d'eau dans le grain chez *Ae. ventricosa vent. 1*

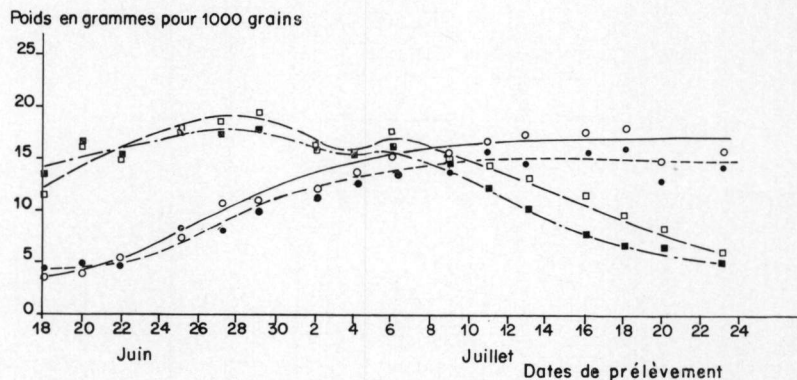


FIG. 8. — Évolution de la matière sèche et du poids d'eau dans le grain chez *Ae. ventricosa vent. 11*

Poids de la matière sèche { Parcelle protégée ○ — ○
Parcelle non protégée ● - - ●
Poids d'eau { Parcelle protégée □ - - □
Parcelle non protégée ■ - - ■

limitant pour le développement du grain. Ceci se traduit d'ailleurs par la régularité de la courbe d'accumulation de la matière sèche. L'explication la plus probable de l'allure des courbes de poids d'eau semble être une humidité anormale du grain provoquée par des pluies juste avant les prélèvements (fig. 9) ⁽¹⁾ du 27 juin et du 6 juillet, ce qui fait apparaître sur les courbes de poids d'eau des pics à ces dates. Toutefois, pour l'*aegilops vent. 1*, les deux pics sont nettement atténués car l'évolution du poids d'eau est peu marquée. Une déviation dans le même sens est observée sur les courbes le 20 juin, surtout pour les 2 *Aegilops*.

Hormis les deux pics, chez la lignée (VPM × « Moisson »), on n'a décelé aucun accident notable dans l'évolution du poids d'eau et du poids sec (fig. 5). La phase de multiplication cellulaire est de 18 jours, l'anthèse s'étant produite le 5 juin.

⁽¹⁾ Renseignements donnés par L. LEMAIRE, S. E. I., Rennes.

TABLEAU I

Caractéristiques climatiques 1973 (Le Rheu)

		Température sous abri		Pluie (en mm)	Nombre de jours de rosée
		mini. absolu	maxi. absolu		
mai	1 ^{re} décade	5,4	19,4	26,4	5
	2 ^e décade	2,3	20,4	14,8	8
	3 ^e décade	7,6	24,1	11,3	6
juin	1 ^{re} décade	5,0	22,0	0,6	8
	2 ^e décade	5,3	26,1	8,7	8
	3 ^e décade	9,3	25,7	9,4	10
juillet	1 ^{re} décade	7,1	26,0	47,9	8
	2 ^e décade	10,7	22,2	28,4	9
	3 ^e décade	9,0	23,2	21,9	10

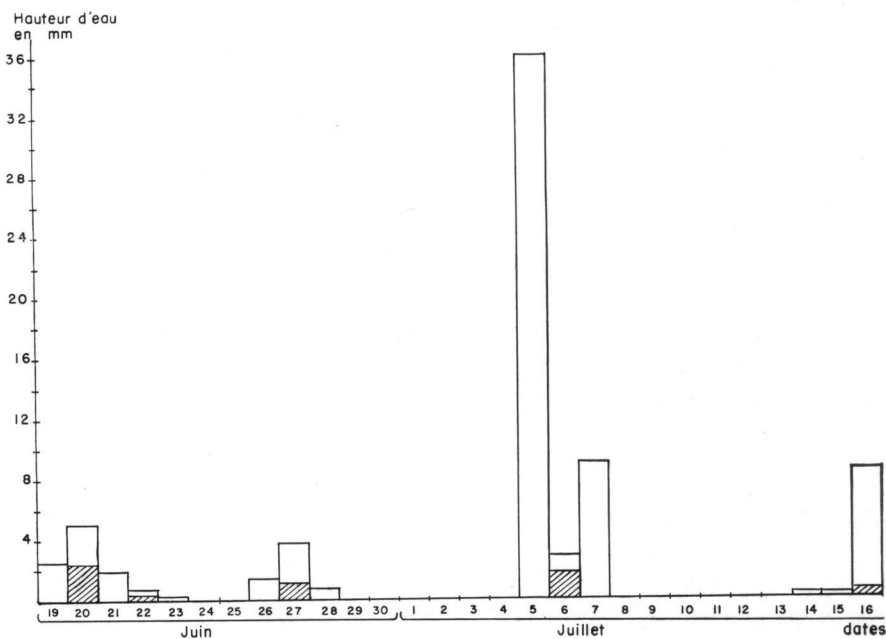


FIG. 9. — Précipitations journalières du 22 juin au 16 juillet 1973
(Partie grisée : hauteur d'eau tombant dans les 10 heures précédant le prélèvement)

La durée du « palier » de poids d'eau est de 14 jours. La protection par un fongicide ne modifie pas sensiblement les courbes de poids d'eau et d'accumulation de la matière sèche. Après la fin de cette phase, on ne constate pas d'augmentation significative du poids sec pour chaque mesure. Par contre, l'analyse de l'ensemble des mesures montre que le traitement fongicide a augmenté le poids sec de manière significative. Chez la lignée « Capitole » non protégée, le « palier » de poids d'eau est pratiquement inexistant (fig. 6). Le poids d'eau décroît très vite, et l'accumulation de la matière sèche subit un net ralentissement. Les traitements fongicides ne permettent pas de retrouver chez « Capitole » les courbes caractéristiques du développement du grain, leur effet est toutefois marqué par une augmentation significative du poids sec par rapport au témoin pour chaque mesure.

Chez les aegilops, les courbes de poids d'eau et de poids sec ne permettent pas de déterminer de façon précise les différentes phases. Comme pour (VPM $\times$ « Moisson ») la protection chimique n'augmente pas significativement le poids sec pour chaque mesure, mais l'analyse de l'ensemble des mesures montre que le traitement fongicide entraîne une augmentation significative du poids sec.

Pour les blés, environ 80 p. 100 de la surface de la dernière feuille est desséchée lorsque l'accumulation de la matière sèche s'arrête. Par contre, chez les aegilops, l'accumulation de la matière sèche se poursuit après la nécrose complète de la dernière feuille. Elle s'arrête lorsque la surface nécrosée de l'épi atteint 50 p. 100 chez vent. 1 et 10 p. 100 chez vent. 11 (fig. 10).

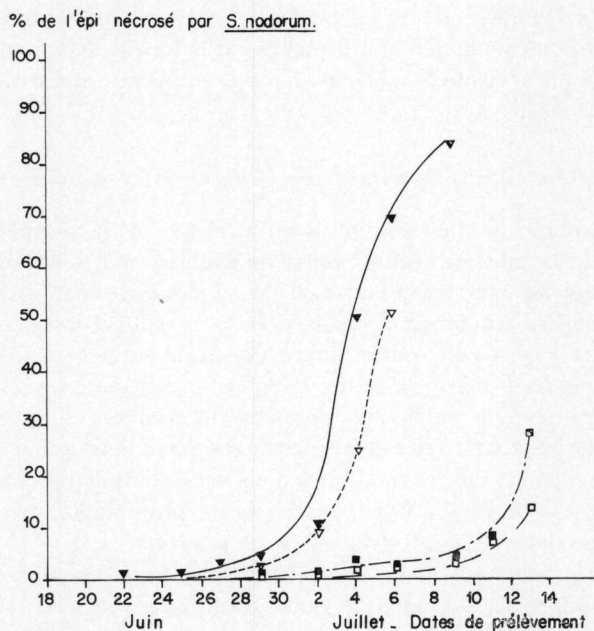


FIG. 10. — Évolution de la nécrose sur épis due à *S. nodorum* chez *Ae. ventricosa* nos vent. 1 et vent. 11

« vent. 1 » { Parcelle protégée ▽ - - - - ▽
 { Parcelle non protégée ▼ - - - - ▼
 « vent. 11 » { Parcelle protégée □ - - - - □
 { Parcelle non protégée ■ - - - - ■

III. — DISCUSSION

I. — Conditions de l'attaque

Les pycniospores de *S. nodorum* qui sont les agents principaux de la contamination sont disséminées par la pluie et germent dans des gouttelettes d'eau (C. BAKER, 1969). Un climat doux et humide est donc particulièrement favorable au développement du parasite. Les données climatiques de l'année 1973 (tabl. 1) montrant que les précipitations ont été abondantes en mai et en juillet ; elles ont de plus été régulièrement réparties. Par ailleurs, les températures maximales n'ont pas dépassé 26°C : aucun échaudage physiologique n'a donc pu se produire (GESLIN et JONARD, 1948). Les études réalisées à Rennes en 1971 et 1972 sur les deux mêmes lignées de Blé tendre (DOUSSINAULT *et al.*, 1972) confirment que l'attaque est forte lorsque les pluies sont abondantes à la floraison.

Cependant si les années 1971 et 1973 ont été favorables à Rennes, aux inoculations naturelles de Septoriose, il n'en est pas de même chaque année. Pour avoir une contamination régulièrement élevée, il apparaît donc nécessaire, soit d'augmenter artificiellement l'humidité au moment de la floraison, soit de pratiquer des infections artificielles.

Sur les quatre lignées, *S. nodorum* était le parasite principal. Il n'y a pas eu d'attaque notable de Rouilles ; seule, la variété « Capitole » présentait des symptômes d'Oïdium sur épis, que la parcelle soit protégée par le fongicide ou non. Il faut signaler que la protection vis-à-vis de *S. nodorum* n'a pas empêché l'apparition de symptômes sur feuilles et sur épis.

2. — Relation entre l'importance de l'attaque et la perte de rendement

L'étude parallèle de l'évolution de la nécrose de la dernière feuille et de l'accumulation de la matière sèche montre qu'il existe une relation entre ces deux phénomènes ; chez les blés l'accumulation de la matière sèche s'arrête dès que la surface de la dernière feuille est nécrosée à 80 p. 100. Ceci indique que les risques d'échaudage dus à *S. nodorum* sont d'autant plus faibles que ce stade est atteint plus tardivement après la floraison. Comme l'évolution des symptômes sur les feuilles est très rapide, ce moment particulier peut être déterminé avec précision. Ces notations visuelles ne peuvent toutefois être utilisées pour déterminer la sensibilité de lignées si l'on ne connaît pas les modalités d'accumulation de la matière sèche. Dans la pratique, il est difficile d'étudier ce processus physiologique, chez des lignées testées pour leur comportement vis-à-vis de *S. nodorum*.

Cette étude montre aussi que la sensibilité des variétés peut être appréciée à maturité par la différence du poids de 1 000 grains entre variété protégée et variété contaminée. Ce critère est facilement utilisable chez les blés. Chez les aegilops, on ne peut pas mesurer commodément le poids de 1 000 grains car les glumes restent adhérentes au caryopse après le battage. On peut envisager des notations visuelles jusqu'à ce que 50 p. 100 de la surface des épis soient nécrosés puisque l'accumulation de la matière sèche ne se poursuit pas au-delà de ce stade. Cependant, pour deux *Ae. ven-*

triosa de précocité identique, la vitesse d'accumulation de la matière sèche peut être différente. Pour être certain de la résistance d'une lignée d'*Ae. ventricosa*, il semble nécessaire que la maturité ait lieu avant que la nécrose due à la Septoriose n'atteigne 50 p. 100 de la surface de l'épi.

CONCLUSION

L'étude de l'influence de *S. nodorum* sur l'accumulation de la matière sèche dans le grain apporte des éléments de réponse dans la recherche de méthodes de jugement des espèces, variétés ou populations en disjonction, pour leur comportement vis-à-vis de ce parasite.

L'influence de l'état physiologique de la plante sur les conséquences des attaques fait que des notations visuelles pratiquées à un moment identique, sur des plantes ayant un rythme de développement variable, peuvent être sans relation avec la tolérance à la Septoriose mesurée par la diminution du poids de 1 000 grains entre parcelles infectées et non infectées. Par contre, il est d'un grand intérêt de repérer la date à laquelle les feuilles ont 80 p. 100 de leur surface nécrosée chez le Blé et où les épis présentent de même 50 p. 100 de leur surface nécrosée chez *Aegilops ventricosa*. En effet, plus une variété présente ce degré d'attaque tardivement après la floraison, plus elle est tolérante.

La recherche de source de tolérance élevée à la Septoriose chez les espèces voisines du Blé tendre peut être facilitée par cette étude. Elle a permis de montrer l'existence d'un « palier » de poids d'eau chez *Aegilops ventricosa*, analogue à celui du Blé tendre et elle a également permis de constater que les conséquences des attaques de Septoriose chez cette espèce ne se manifestaient que lorsque l'épi était nécrosé à 50 p. 100, c'est-à-dire très tardivement. En ce qui concerne les autres *Aegilops*, les modalités de l'accumulation de la matière sèche dans le grain sont inconnues. Il serait donc intéressant de les préciser pour les lignées qui semblent peu attaquées par la Septoriose et dont on voudrait se servir dans un programme d'hybridations interspécifiques.

Nous avons pu aussi constater qu'en cas de forte attaque de Septoriose trois traitements fongicides n'ont pas permis de réussir à conserver un état sanitaire satisfaisant aux parcelles traitées. Il semble donc nécessaire d'essayer de protéger les cultures de Blé des attaques de Septoriose par la voie génétique.

Reçu pour publication en septembre 1974.

REMERCIEMENTS

Nous remercions vivement toutes les personnes qui ont contribué à ce travail, et toutes celles qui ont aidé à sa rédaction.

Nous remercions en particulier R. ÉCOCHARD, et H. LATERROT qui ont accepté d'être les lecteurs de cet article, et nous ont apporté leurs critiques constructives.

SUMMARY

RESULTS OF A *SEPTORIA NODORUM* (BERK.) ATTACK ON GRAIN
FORMATION IN *TRITICUM AESTIVUM* (L.)
AND *AEGILOPS VENTRICOSA* (TAUSCH.). SELECTION INCIDENCES

The comparative study of the curves of dry matter accumulation in the grain, the cankered areas of the flag leaf and the spike in two lines of soft wheat and two lines of *Aegilops ventricosa* (subjected to natural *Septoria nodorum* infection, or protected from the latter by a systemic fungicide) showed that :

— the accumulation of dry matter in the grain is not disturbed by *S. nodorum* in the wheat as long as 80 p. 100 of the area of the flag leaf is not cankered ;

— in the *Ae. ventricosa* lines, the water weight « plateau » is longer than that of the wheat lines ; only if 50 p. 100 of the area of the spike is cankered is there an irregularity in the dry matter accumulation curve.

From this it follows that the visual notations must be made taking into consideration the grain's physiological evolution. After the water weight « plateau » is reached, the notations are no longer necessary.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- BAKER C. J., 1969. *Studies on Leptosphaeria nodorum* MÜLLER and *Septoria tritici* DESM. in wheat. Ph. D. Thesis University of Exeter.
- BECKER G. J. F., 1963. Glume blotch caused by *Leptosphaeria nodorum* MÜLLER. *Sticht. Nederl. Graan-Cent. technisch Bericht*, n° 11, 36 p.
- BRÖNNIMANN A., 1968. Zur Kenntnis von *Septoria nodorum* BERK., dem Erreger der Spelzenbräune und einer Blattdürre des Weizens. *Phytopathol. Z.*, **61**, 101-146.
- DOUSSINAULT G., BOIXIÈRE R., CHAUSSÉE D., 1972. Incidence des attaques de *Septoria nodorum* et *S. tritici* sur l'accumulation de la matière sèche dans le grain de deux variétés de blé tendre. *Sci. agron. Rennes*, 1972, 10 p.
- ÉCOCHARD R., GILLET M., TRINQUAND E., 1954. L'évolution de la Rouille noire sur la plante adulte de Blé et son incidence sur le poids du grain. *Ann. Amélior. Plantes*, **4**, 307-323.
- GESLIN H., JONARD P., 1948. Maturation des blés et climat. *Ann. Nutr. Aliment.*, **2**, 361-371.
- KRUPINSKY J. M., SCHILLINGER J. A., SCHAREN A. L., 1972. Resistance in wheat to *Septoria nodorum*. *Crop Sci.*, **12** (4), 528-530.
- SHIPTON W. A., BOYD W. R. J., ROSIELLE A. A., SHEARER B. I., 1971. The common *Septoria* diseases of wheat. *Bot. Rev.*, **37**, 231-262.

L'IDENTIFICATION DES VARIÉTÉS DE BLÉ : ÉTABLISSEMENT D'UN TABLEAU GÉNÉRAL DE DÉTERMINATION FONDÉ SUR LE DIAGRAMME ÉLECTROPHORÉTIQUE DES GLIADINES DU GRAIN

J.-C. AUTRAN et A. BOURDET

avec la collaboration technique de Ginette GOBIN et de Monique TOURAILLE ⁽¹⁾

*Laboratoire de Recherches sur la Qualité des Blés, I. N. R. A.,
E. N. S. M. I. C., 16, rue Nicolas-Fortin,
75013 Paris*

RÉSUMÉ

L'hétérogénéité électrophorétique en gel d'amidon de la fraction gliadine du grain de blé présente une totale indépendance à l'égard des conditions culturales et constitue ainsi un caractère variétal. Une utilisation de conditions expérimentales améliorées et une analyse limitée aux seules différences significatives permettent une exploitation objective des données qualitatives et quantitatives des diagrammes obtenus.

On définit ainsi, d'une part, des indices de similarité dont l'intérêt est de quantifier l'analogie des électrophorogrammes variétaux et d'exprimer indirectement une forme de parenté génétique des blés. D'autre part, on fournit un tableau général d'identification variétale construit uniquement à partir de l'analyse des diagrammes électrophorétiques de gliadines. A l'exception de deux groupes de variétés génétiquement très proches, tous les blés actuellement inscrits au Catalogue français peuvent être ainsi différenciés rapidement et directement à partir de grains ou de farine.

Enfin, outre les possibilités nouvelles offertes en pratique pour confirmer la nature d'une variété présumée ou pour identifier un lot inconnu de semences, la méthode paraît constituer une voie d'approche biochimique originale pour différents problèmes de génétique et d'amélioration des plantes.

I. — INTRODUCTION

Pour être commercialisée en France, une variété de Blé doit nécessairement être inscrite au catalogue officiel et au catalogue communautaire lorsque ce dernier paraîtra. Dans ces conditions, il apparaît naturel de disposer d'un ou plusieurs tests

⁽¹⁾ Groupe d'Étude et de Contrôle des Variétés et des Semences, I. N. R. A., Domaine de La Minière, Guyancourt, 78000 Versailles.

permettant une identification correcte, simple et rapide de chacune des variétés inscrites.

En outre, compte tenu des modifications qui vont résulter d'une ouverture plus large des échanges commerciaux au niveau de la C. E. E., l'utilisation de méthodes éprouvées d'identification variétale devient indispensable.

Le problème de la reconnaissance des variétés de blé n'est évidemment pas nouveau et différentes tentatives pour le résoudre ont été rapportées depuis plusieurs dizaines d'années. On sait, par exemple, que la détermination est possible d'après des caractères botaniques tels que le port de la plante, la pilosité de certaines feuilles, l'aspect de l'épi, la couleur des anthères (JONARD, 1951). De même, après étude de la valeur systématique des caractères observables au niveau de la plantule (coloration du coléoptile, pilosité de la première feuille) et du grain (largeur du grain/longueur du grain, longueur du scutellum/longueur du grain, longueur de la brosse/longueur du grain, position de l'extrémité de la radicule), REBISCHUNG et KARSKA (1952) ont établi des clés de détermination permettant de classer jusqu'à 46 variétés. Dans le même but, d'autres auteurs ont enfin utilisé la réponse de la plante à des traitements par l'acide gibbérellique (DHESI, DESORMEAUX et PAUKSENS, 1971) ou par certains fongicides (FOUCHARD et CHESNEAUX, 1974).

Mais le blé est commercialisé essentiellement sous la forme de grains ou de produits de leur mouture. Une identification variétale rapide doit donc pouvoir être conduite directement à partir de ce matériel, ce qui exclut l'utilisation des caractères observables sur la plante ou sur la plantule. Restent donc, outre les critères de mensuration du grain étudiés par REBISCHUNG et KARSKA (1952), les quelques tests suivants :

— test à l'acide phénique, décrit par FRIEDBERG (1933), qui donne selon la variété, un résultat échelonné entre le noir et le très peu coloré, en passant par différentes nuances de brun ;

— couleur (roux ou blanc), texture (vitreux ou farineux) et dureté du grain ;

— poids de 1 000 grains ;

— type d'alvéogramme Chopin.

Si la plupart de ces tests répondent bien à un impératif de rapidité, ils présentent aussi plusieurs types d'inconvénients.

Tout d'abord, leur spécificité est faible car ils permettent de distinguer des classes et non des variétés uniques. Face à un problème de contrôle variétal, cela interdit évidemment de formuler des réponses positives.

Par ailleurs, contrairement aux anciennes variétés françaises qui donnaient des réponses assez diversifiées, de nombreuses variétés nouvelles se comportent de façon identique, notamment pour ce qui est de la couleur du grain et de l'essai à l'acide phénique.

On peut noter enfin une dépendance très forte à l'égard des facteurs externes (lieu de culture, année, fertilisation, ...). C'est le cas des mensurations du grain et du poids de 1 000 grains.

En conséquence, si la plupart de ces tests demeurent utiles, en raison de leur simplicité, pour effectuer un premier classement ou pour donner une idée de la pureté variétale (test à l'acide phénique), leur faible spécificité les rend actuellement insuffisants pour identifier avec précision un lot inconnu des semences. L'établissement d'un véritable tableau de détermination variétale à partir de la forme commerciale

du blé qu'est le grain doit donc faire intervenir de nouveaux critères, plus spécifiques et ne présentant pas les inconvénients rapportés ci-dessus.

Pour cela, il semble nécessaire de faire appel aux propriétés de certains constituants biochimiques du grain et tout particulièrement des protéines. Celles-ci apparaissent en effet étroitement associées au patrimoine héréditaire des blés et leur structure peut constituer, dans certains cas, un véritable marqueur génétique, exploitable dans des essais d'identification de genres, espèces ou variétés.

Les diagrammes de fractionnement de nombreuses protéines et enzymes étudiées chez le Blé présentent ainsi, à des degrés divers, une certaine spécificité génétique. On sait, par exemple, que l'hétérogénéité des albumines-globulines (PENCE, WEINSTEIN et MECHAM, 1954 ; FEILLET et BOURDET, 1967 ; SILANO, DE CILLIS et POCCHIARI, 1969 ; FEILLET et KOBREHEL, 1972) permet de différencier les blés tendres (*T. vulgare*) des blés durs (*T. durum*), mais non pas de reconnaître les variétés d'une même espèce. Selon le même principe, les β -amylases du grain (JODRIER, 1974) et les peroxydases (KOBREHEL et GAUTIER, 1974) permettent de distinguer plusieurs types variétaux.

Cependant, la catégorie de protéines dont les diagrammes électrophorétiques présentent, chez le blé, le polymorphisme le plus élevé, demeure à l'heure actuelle celle des gliadines, que l'on définit classiquement à partir de leur solubilité dans les alcools dilués (OSBORNE, 1907).

On a constaté ainsi depuis plus de dix ans que l'hétérogénéité des gliadines constitue un *caractère variétal* (COULSON et SIM, 1961 ; ELTON et EWART, 1962 ; BOURDET, FEILLET et METTAVANT, 1963 ; LEE et WRIGLEY, 1963) et qu'en aucun cas elle n'apparaît influencée par les conditions culturales et plus généralement par les facteurs du milieu : lieu, année, climat, apport d'azote, de fongicide, ... (FEILLET et BOURDET, 1967 ; DOEKES, 1968 ; WRIGLEY et SHEPHERD, 1973 ; AUTRAN, 1974). Mais il faut reconnaître que, jusqu'à ce jour, nul n'a pleinement utilisé ces données fondamentales à des fins pratiques. Ainsi, les fractionnements obtenus notamment par KONAREV, GUBAREVA et GAVRILYUK (1970) en gel de polyacrylamide ou par DOEKES (1968), HUEBNER et ROTHFUS (1968), SOZINOV et POPERELLIA (1971), SOZINOV, POPERELLIA et STAKANOVA (1973), en gel d'amidon, n'ont pas été exploités à notre connaissance en vue de l'établissement d'un tableau d'identification variétale. Par ailleurs, si ELLIS (1971) parvient à classer une vingtaine de variétés, la résolution limitée des diagrammes contraint l'auteur à utiliser parallèlement 3 autres critères de reconnaissance (test phénol, coloration du coléoptile, dureté du grain). Il en est de même dans les laboratoires d'Australie (SIMMONDS *et al.*, 1973) où l'électrophorèse des gliadines semble utilisée conjointement au test phénol et à des observations visuelles du grain.

Les recherches que nous rapportons ci-dessous ont au contraire pour objet l'établissement d'un *tableau d'identification de l'ensemble des variétés de blé tendre inscrites au catalogue français*. Elles font suite à des notes préliminaires (AUTRAN, 1973 ; AUTRAN et BOURDET, 1973) destinées à définir le principe de l'exploitation des diagrammes en se limitant à la région des ω -gliadines et à quelques variétés.

Dans le présent travail, l'identification variétale est obtenue en se fondant également sur la seule technique d'électrophorèse en gel d'amidon, mais elle utilise les données qualitatives et quantitatives de l'ensemble du diagramme électrophorétique des gliadines du grain.

II. — MATÉRIEL ET MÉTHODES

A. — Matériel d'étude

Le tableau d'identification établi dans ce travail concerne l'ensemble des variétés de blé tendre actuellement inscrites au Catalogue français, à l'exclusion de celles se trouvant en cours de radiation :

— 60 variétés d'hiver : « Aquilon », « Asso », « Astral », « Atou », « Bizel », « Bocquiau », « Boulmiche », « Brennus », « Cadet », « Capest », « Capitole », « Cappelle », « Champlein », « Clédor », « Clément », « Comtal », « Courtot », « Dragon », « Ducat », « Élite », « Élysée », « Essor », « Étendard », « Étoile de Choisy », « Flinor », « Floress », « Fournil », « Gaillard », « Goya », « Hardi », « Heima », « Heurtebise », « Huquin », « Joss », « Magali », « Magdaléna », « Manella », « Maris Huntsman », « Markus », « Marly », « Marne », « Mistral », « Moisson », « Montjoie », « Nicam », « Noroit », « Ouest », « Panis », « Poncheau », « Prestige », « Prieur », « Primo », « Promesse », « Rémois », « Splendeur », « Talent », « Top », « Trio », « Vilmorin 53 », « Wattines ».

— 13 variétés de printemps : « Aronde », « Atys », « Bicoop », « Capta », « César », « Charles-Péguy », « Chrismar », « Clairon », « Florence-Aurore », « Germinal », « Kolibri », « Rex », « Sirius ».

B. — Méthodes expérimentales

Extraction de la fraction gliadine.

La fraction gliadine du grain est solubilisée directement au moyen d'éthanol à 60 p. 100 ou encore de glycolmonochlorhydrine (GMC) à 25 p. 100. Pour cela, 1 gramme de grain broyé (ou de farine) est mis en suspension dans 3 ml de solvant, puis laissé au repos durant au moins 2 heures à température ordinaire. Le surnageant obtenu après centrifugation (centrifugeur Sorvall SS1 ; 10 mn à 14 000 tr/mn) est alors utilisé comme solution protéique de dépôt en électrophorèse.

Cette phase expérimentale peut encore être miniaturisée en opérant, à la limite, sur un seul grain, avec 150 microlitres de solvant et sans centrifugation.

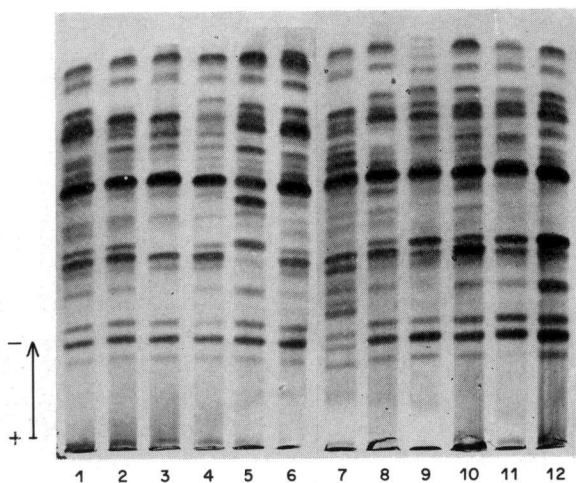


FIG. 1. — Diagrammes électrophorétiques en gel d'amidon (tampon lactate d'Al., pH 3,2) de 12 variétés françaises très cultivées

- | | | |
|-------------------|--------------------------|--------------------------|
| 1 : « Capitole » | 5 : « Étoile de Choisy » | 9 : « Rex » |
| 2 : « Hardi » | 6 : « Cappelle » | 10 : « Rémois » |
| 3 : « Champlein » | 7 : « Magali » | 11 : « Florence-Aurore » |
| 4 : « Joss » | 8 : « Moisson » | 12 : « Heima » |

Électrophorèse en gel d'amidon.

Les gliadines sont fractionnées par électrophorèse analytique en gel d'amidon, tampon lactate d'aluminium ($\mu = 0,0045$), urée $0,5\text{ M}$, $\text{pH } 3,20$. Le gel est préparé à partir d'un amidon hydrolysé (Connaught medical Research Laboratories, Université de Toronto, Canada), à une concentration de $9\text{ p. } 100$ et coulé dans une cuve Amidophor (Pleuger, France). Quelques modifications ont cependant été apportées à cette technique décrite initialement par FEILLET (1965). Ainsi, en vue d'améliorer la reproductibilité et la résolution des bandes, le gel est préparé par chauffage à $80^\circ \pm 2^\circ\text{C}$ et la coloration des protéines par la nigrosine (une nuit) est précédée d'une fixation par l'acide trichloracétique (1 mn).

Les gliadines sont déposées dans le gel au moyen de papier Whatmann n° 3 imbibé de l'extrait éthanol ou GMC. La migration a lieu durant $4\text{ h } 45$ à 8 volts/cm après un précurseur de 2 h à 8 volts/cm également. La longueur du diagramme atteint alors 18 cm environ. Les protéines de type albumine et globuline solubilisées au cours de l'extraction directe des gliadines ne perturbent pas le fractionnement de ces dernières en raison de leur mobilité plus élevée.

Après décoloration, les plaques d'électrophorèse sont photographiées (fig. 1), puis soumises à une analyse densitométrique (densitomètre intégrateur Chromoscan, Joyce-Loebl, France) afin de déterminer la concentration relative approximative de chacun des composants séparés.

La durée totale des opérations est au minimum de 24 heures (8 heures pour l'ensemble des opérations d'électrophorèse et 1 nuit pour la coloration). Dans les meilleures conditions, le diagramme peut donc être lisible environ 24 heures après réception du grain.

III. — RÉSULTATS OBTENUS ET DISCUSSION

A. — Établissement du diagramme-type variétal

La figure 1 met en évidence de nettes différences, à la fois qualitatives et quantitatives entre les diagrammes gliadines de plusieurs variétés. On sait que ce type d'observation a été effectué maintes fois, mais jusqu'ici, les auteurs se sont limités à constater des différences sans véritablement les utiliser à des fins pratiques. Les tentatives d'exploitation des diagrammes se sont heurtées, en effet, à plusieurs difficultés.

D'une part, au plan expérimental, les conditions retenues dans les divers travaux ne semblent pas toujours assurer une bonne reproductibilité des fractionnements et conduisent rarement à de très bonnes résolutions. Il était donc nécessaire, avant toute analyse des diagrammes, de réexaminer systématiquement les facteurs expérimentaux pouvant intervenir sur la séparation des protéines et de modifier le protocole en conséquence, ce qui a été réalisé.

D'autre part, les diagrammes obtenus sont généralement très complexes car ils renferment, au minimum, une vingtaine de composants. Si, pour une variété donnée, il est aisé de repérer chaque bande au moyen de sa mobilité relative, le problème se complique lorsqu'il s'agit de répertorier toutes les bandes présentes dans un ensemble de variétés. En effet, la seule technique d'électrophorèse ne permet pas de démontrer que des composants de mobilités apparemment identiques ou très voisines correspondent à une même protéine. Une seule bande peut ainsi englober fortuitement plusieurs espèces moléculaires différentes (MOSSÉ, 1973 ; WRIGLEY, 1972) et inversement, une même protéine peut voir parfois sa mobilité légèrement modifiée en raison d'associations partielles avec des polyholosides ou des lipides (CHARBONNIER, 1973).

Dans ces conditions, un répertoire exhaustif des protéines révélées électropho-

rétiqnement au niveau d'un grand nombre de variétés devient impossible à établir et seules des études physico-chimiques et immunologiques plus fondamentales seraient susceptibles d'apporter des précisions sur ce sujet.

Dans l'état actuel des recherches, il faut reconnaître que nous ignorons le nombre exact d'espèces moléculaires de chacune de nos variétés. *A fortiori*, nous ne connaissons encore, ni la structure physico-chimique complète, ni la signification physiologique, ni l'importance technologique des composants pris individuellement. Mais nous ne pensons pas que cela doive constituer un obstacle dans la recherche d'une interprétation à caractère purement appliqué. Même limitées, les données actuelles de l'électrophorèse peuvent en effet suffire pour contribuer à résoudre notamment le problème de la caractérisation biochimique des variétés de blé.

Une étude de cette nature présente cependant deux exigences opposées. D'une part, il y a intérêt à tenir compte du plus grand nombre possible de composants électrophorétiques afin d'intégrer un maximum de différences variétales. Inversement, la présence de bandes de mobilités trop voisines peut conduire à des difficultés ou à des erreurs d'interprétation. Dans l'impossibilité d'établir un répertoire exhaustif, nous nous sommes donc limités à un répertoire « optimal » fondé, non pas sur des espèces moléculaires protéiques, mais seulement sur le maximum de bandes électrophorétiques repérables sans ambiguïté. Cela revient pratiquement à considérer comme identiques des composants dont les mobilités ne sont pas significativement différentes. La marge de sécurité nécessaire à la reconnaissance des composants entraîne donc une simplification du diagramme, rendant ainsi exploitables des données initialement complexes.

Les diagrammes étudiés jusqu'ici renferment, selon la variété, de 17 à 25 bandes électrophorétiques décelables, mais, au niveau des 73 variétés françaises dont nous faisons état, 43 composants significativement différenciables ont été retenus. Nous insistons sur le fait qu'il en existe certainement davantage mais que, compte tenu de la précision (de l'ordre de 1,5 mm) avec laquelle les bandes peuvent être localisées sur les gels, il serait illusoire d'en rechercher une liste plus complète.

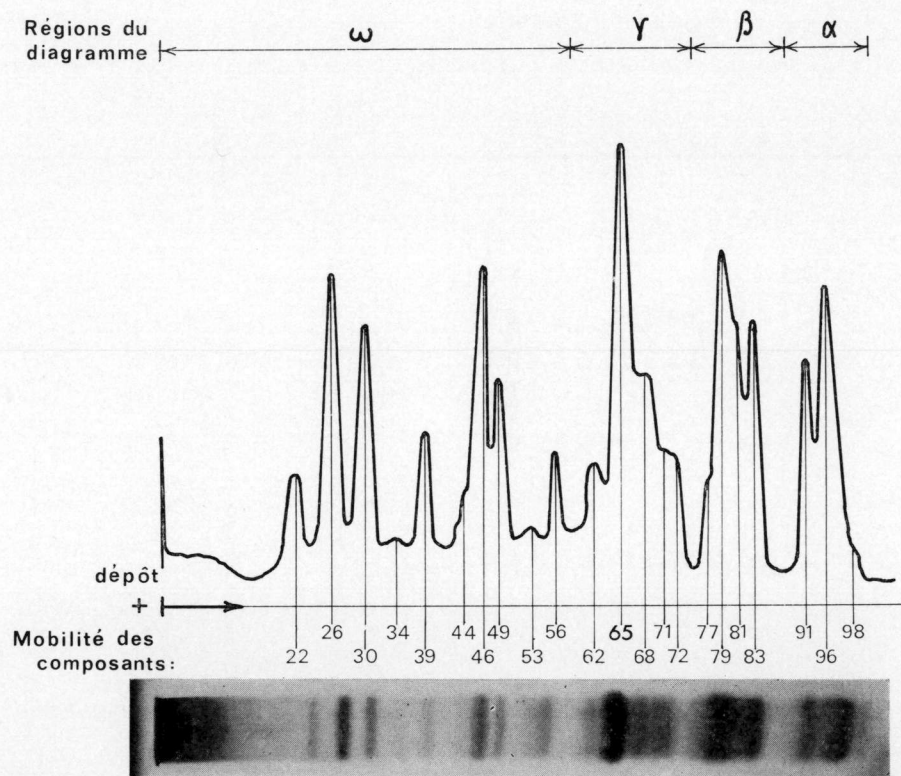
Les mobilités relatives de ces 43 composants sont calculées à l'aide d'une bande témoin commune à tous les blés analysés jusqu'ici. Il s'agit d'un composant majeur du groupe des γ -gliadines, auquel on a convenu d'attribuer la mobilité 65. L'ensemble des composants se situe alors dans une zone de mobilité relative comprise entre les valeurs 21 et 100.

Si l'on se rapporte à la nomenclature de WOYCHICK, BOUNDY et DIMLER (1961), on observe la répartition suivante :

43	{	7 composants	α -gliadines :	mobilités	100 à 88
		6 —	β - — :	—	85 à 75
		7 —	γ - — :	—	74 à 60
		23 —	ω - — :	—	59 à 21

Sur un plan qualitatif, le diagramme simplifié de chaque variété apparaît donc caractérisé par un ensemble limité et clairement défini de composants appartenant au répertoire précédent.

Nous avons fait intervenir, en outre, certaines données quantitatives. Ainsi, l'analyse des diagrammes au moyen d'un densitomètre intégrateur a permis de déter-



Mobilités des composants	Concentrations		Schéma
	lectures	%	
22	18	2.60	+
26	43	6.15	++
30	23	3.25	+
34	8	1.10	tr.
39	19	2.75	+
44	12	1.70	+
46	44	6.25	++
49	19	2.75	+
53	15	2.20	+
56	17	2.50	+
62	31	4.40	++
65	102	14.55	+++
68	39	5.60	++
71	19	2.75	+
72	17	2.45	+
77	23	3.25	+
79	55	7.85	+++
81	39	5.60	++
83	43	6.15	++
91	40	5.80	++
96	66	9.45	+++
98	10	1.40	tr.

FIG. 2. — Densitométrie de l'électrophorégramme gliadine et schématisation du diagramme-type
Variété : « Capitole »

miner les concentrations relatives approximatives de chacun des composants (fig. 2). En effectuant alors, pour chaque variété la moyenne de plusieurs répétitions (3 à 10 selon la variété), on a établi un *diagramme-type variétal* rendant compte à la fois de la mobilité et de la concentration relative des bandes. On a étudié parallèlement la répétabilité de ces résultats en calculant, pour une même variété, l'écart-type et le coefficient de variation des concentrations relatives trouvées au niveau de chaque composant. Comme le montrent les quelques exemples rapportés sur le tableau I, on observe que les coefficients de variation par rapport à la moyenne restent le plus

TABLEAU I

Répétabilité des concentrations relatives trouvées au niveau d'un même composant par densitométrie de différents électrophorégrammes

Variétés étudiées	Mobilité du composant	Concentrations relatives trouvées par densitométrie de différents électrophorégrammes	Moyenne	Écart-type	Coefficient de variations (%)
« Atou »	74	5,55-6,10-5,75-5,65	5,75	± 0,24	± 4,2
« Atys »	62	4,00-3,75-4,25-3,40-4,55	4,00	± 0,44	± 11,0
« Capitole »	68	6,30-5,90-4,70-6,00-5,05	5,60	± 0,68	± 12,0
« Cappellet »	56	2,60-4,00-3,15-2,85-2,35	3,05	± 0,67	± 21,8
« Champlein »	90	10,30-7,35-7,20-7,40-6,40	7,75	± 1,49	± 19,3
« Courtot »	81	5,90-5,50-4,75	5,40	± 0,58	± 10,8
« Essor »	85	6,55-4,90-5,50-7,10	6,00	± 0,99	± 16,5
« Étoile de Choisy »	34	1,10-1,85-1,05-0,65-1,05	1,15	± 0,43	± 37,4
« Florence-Aurore »	49	7,65-5,50-5,60-5,40	6,05	± 1,07	± 17,7
« Gaillard »	83	4,40-5,70-5,10	5,05	± 0,65	± 12,8
« Hardi »	30	4,95-4,40-4,25-3,95	4,40	± 0,41	± 9,5
« Heima »	39	3,95-4,75-4,10-4,00	4,20	± 0,37	± 8,8
« Joss »	46	9,60-7,00-7,30-8,00-7,20	7,80	± 0,98	± 12,6
« Kolibri »	65	19,30-19,75-21,00-20,10-21,45	20,30	± 0,88	± 4,3
« Moisson »	26	5,30-5,20-6,10-5,25-6,50	5,65	± 0,59	± 10,4
« Rex »	77	3,60-4,30-2,70-4,90-4,35-4,80	4,10	± 0,82	± 20,0

TABLEAU 2

Échelle des classes de concentrations relatives définies pour chaque composant de l'électrophorégramme gliadine

Absorption du composant, en p. 100 de l'absorption totale du diagramme	Échelle adoptée
0	0
0 à 1,5 %	tr.
1,5 à 4,0 %	+
4,0 à 6,5 %	++
supérieur à 6,5 %	+++

souvent de l'ordre de ± 10 à 20 p. 100. Parallèlement, les écarts-types sont généralement inférieurs à ± 1 point de concentration relative, ce qui paraît acceptable si l'on considère l'imprécision habituelle de toute densitométrie sur gel d'amidon. Les quelques rares cas où le coefficient de variation dépasse ± 20 ou 30 p. 100 concernent d'ailleurs toujours des composants présents en faible proportion ou à l'état de traces.

Sur la base de ces valeurs et afin de faciliter un éventuel traitement informatique des données, on a schématisé les diagrammes-types en exprimant simplement les concentrations relatives au moyen d'une échelle : 0, tr., +, ++, +++, dont le tableau 2 fournit l'explication. Pour tenir compte des variations expérimentales on a alors convenu de considérer qu'une différence entre 2 diagrammes n'est significative que si l'écart dans l'échelle des concentrations d'un composant donné est d'au moins deux unités, par exemple : 0 et + (différence qualitative), tr. et ++ ou + et +++ (différences quantitatives). Une telle marge de sécurité apparaît suffisante si l'on considère les écarts-types fournis dans le tableau 1 et cela démontre que dans ces conditions, les fluctuations expérimentales demeurent toujours inférieures aux différences variétales reconnues comme significatives.

Ces schémas de diagrammes-types ont été établis pour les 73 variétés du catalogue français et le tableau 3 en fournit un exemple limité à 12 d'entre elles. Un tel ensemble de résultats peut alors être exploité selon 2 voies distinctes :

— l'estimation concrète du degré de différence (ou d'analogie) entre les diagrammes variétaux pris deux à deux, conduisant au calcul d'indices de dissimilarité (ou de similarité) ;

— l'établissement d'un tableau chimiotaxonomique de détermination des variétés.

B. — Indices de dissimilarité des diagrammes variétaux

La présentation des résultats figurée dans le tableau 3 permet d'apprécier rapidement et objectivement l'importance des différences variétales. Une simple comparaison de deux colonnes du tableau suffit pour déceler des dissemblances (significatives ou non significatives, selon la règle retenue) et pour noter le nombre et la mobilité des composants responsables.

Il devient alors possible de quantifier la dissemblance (ou inversement l'analogie) en calculant un *indice de dissimilarité (ou de similarité) des diagrammes*, inspiré de celui que DEDIO, KALTSIKES et LARTER (1969) ont utilisé dans le cas des composés phénoliques du Seigle. Il suffit pour cela de considérer deux à deux les schémas de diagrammes et de compter soit 1 point d'indice chaque fois qu'un composant est à l'origine d'une différence significative, soit 0 point si la différence n'est pas significative. Le total des points attribués au niveau de chaque composant présent constitue l'indice absolu de dissimilarité (IAD) des deux diagrammes, lequel correspond en fait au nombre de différences significatives décelées entre eux.

On peut également calculer un indice relatif de dissimilarité (IRD) en rapportant l'IAD au nombre total (N) des composants présents dans l'un au moins des diagrammes des 2 variétés comparées.

$$\text{IRD} = \frac{\text{IAD}}{\text{N}}$$

TABLEAU 3

Schémas des diagrammes types gliadines de 12 variétés françaises de blé

Mobilités relatives des composants	« Capitole »	« Hardi »	« Champlain »	« Joss »	« Étoile de Choisy »	« Cappelle »	« Magali »	« Moisson »	« Rex »	« Rémois »	« Florence-Aurore »	« Heima »
21							+					
22	+	+	+	+	+	+		+	+	+		+
25							+					
26	++	+++	+++	+++	++	++		++	+++	+++	+++	+++
28							+					
30	+	++	++	++	+	+		+	++	++	++	+
33												
34	tr.	tr.	tr.	tr.	tr.	tr.	++	tr.		tr.		tr.
37							+					
39	+	+		+	+	+	+	+		+	+	++
41							tr.					
43					tr.							+
44	+	+	++	+		+	+	+	++	+	tr.	
45					+							++
46	++	+++	+++	+++		+++	++	++	tr.	+++	+	
49	+	+	tr.	+		+	tr.	+	+++	+	++	+++
50					++							
52												
53	+	tr.	tr.	+	+	+	tr.	+		tr.	+	
55												
56	+	+	+	+		+	+	+		+		
57					++				tr.			
59												
60					+++							
62	++	+	++	++		++	+	++	tr.	+	+	+
65	+++	+++	+++	+++	+++	+++	+++	+++	+++	+++	+++	+++
68	++	+	+	+	+	++	++	++	+	+	+	+
71	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	tr.	+
72	+							+	tr.	tr.	++	
74		+	++	++	+++	++	+		++	++	++	
75												++
77	+	++	+++	+++	+	+	++	+	++	tr.	+	
79	+++	+	tr.	tr.	+++	+++	+	+++	+++	++	+++	++
81	++	+++	+++	+++	++	tr.	+++	++	++	++	+++	++
83	++	tr.		++	++	++		+++	++	++	+++	+++
85			tr.	++	tr.				+++	++	++	
88												
90		++	+++	+++	++	++	+++		++	++	+++	+++
91	++							++				
93									+		+	
96	+++	+++	+++	+++	+++	+++	+++	+++	+	+++	+++	+++
98	tr.	+	tr.	tr.		++	+	tr.	+			+
100									+			

TABLEAU 4

Indices relatifs de dissimilarité entre les diagrammes gliadines de 12 variétés françaises de blé

« Capitole »	« Hardi »	« Champlein »	« Joss »	« Étoile de Choisy »	« Cappelle »	« Magali »	« Moisson »	« Rex »	« Rémois »	« Florence-Aurore »	« Heima »	
0	25	36	32	43	25	48	0	46	20	31	46	« Capitole »
	0	9	4	48	14	30	25	37	12	32	44	« Hardi »
		0	14	48	30	37	36	42	22	50	50	« Champlein »
			0	48	22	33	32	41	9	29	50	« Joss »
				0	39	64	43	43	39	43	38	« Étoile de Choisy »
					0	37	25	41	17	36	44	« Cappelle »
						0	48	59	39	50	67	« Magali »
							0	43	20	31	46	« Moisson »
								0	37	36	39	« Rex »
									0	22	41	« Rémois »
										0	48	« Florence-Aurore »
											0	« Heima »

Cet IRD, qui peut théoriquement varier de 0 à 100, donne une idée du pourcentage des composants responsables de différences par rapport à l'ensemble des composants du couple de diagrammes considérés.

Au niveau d'un ensemble de variétés, on peut calculer les indices entre tous les diagrammes pris deux à deux et rassembler les valeurs sur une même table. Le tableau 4 fournit, à titre d'exemple, les IRD des 12 variétés déjà mentionnées.

On observe ici que l'indice varie de 0 à 67. Des valeurs élevées signifient que les diagrammes présentent de nombreuses dissemblances et que, par suite, la différenciation des variétés considérées est aisée. C'est le cas de « Capitole » — « Étoile de Choisy » (43 p. 100 de dissimilarité), « Heima » — « Magali » (67 p. 100), « Champlein » — « Florence-Aurore » (50 p. 100). Inversement, lorsque les valeurs de l'indice sont faibles, les diagrammes apparaissent très voisins et, en pratique, les variétés sont plus difficilement reconnaissables. C'est le cas de « Joss » — « Hardi » (4 p. 100), « Champlein » — « Hardi » (9 p. 100), « Joss » — « Rémois » (9 p. 100). Ces variétés restent cependant différenciables puisqu'il existe au moins une différence significative. En revanche, l'indice de dissimilarité étant nul entre « Capitole » et « Moisson », la méthode décrite ne permet pas de distinguer ces deux variétés avec certitude.

A quoi attribuer cette plus ou moins grande similarité des diagrammes ?

Nous pensons qu'il existe une relation entre la constitution électrophorétique des gliadines et l'origine génétique des blés. Les variétés dont les diagrammes sont très proches ont, en effet, souvent des origines voisines. Ainsi, « Capitole » et « Moisson » sont issues du même croisement : « Cappelle » $\times$ (80-3 $\times$ « Étoile de Choisy »). De même, « Joss », « Rémois », et « Hardi » descendent toutes trois de « Cappelle » et présentent donc des parentés élevées. Au contraire, les variétés dont les diagrammes sont très différents ont généralement des origines génétiques éloignées. Ainsi, le fait que « Étoile de Choisy », « Rex » ou « Magali » aient des géniteurs déjà plus originaux, peut expliquer les IRD plus élevés trouvés entre ces blés.

L'hétérogénéité des gliadines pourrait donc être considérée comme une sorte de marqueur génétique et les indices de similarité entre les diagrammes sembleraient constituer indirectement un mode d'expression de la parenté génétique.

C. — Établissement d'un tableau d'identification des variétés

L'analyse des diagrammes électrophorétiques et le calcul des indices de dissimilarité mettent en évidence des différences variétales dont on est désormais assuré — là est le fait nouveau — qu'elles sont réellement significatives dans les conditions expérimentales décrites. On peut donc se fonder sur elles, en vue de l'exploitation pratique des données et notamment de la caractérisation biochimique des variétés.

Compte tenu des seules différences significatives révélées par les schémas de diagrammes, on peut en effet concevoir un système de détermination du nom de la variété à partir des données du diagramme. Un tel tableau chimiotaxonomique, construit à l'image d'une flore, doit comporter des clés de détermination fondées sur certains caractères qualitatifs (absence ou présence d'un composant) ou quantitatifs (présence +, ++ ou +++).

Un grand nombre de modèles de tableaux apparaissent possibles selon les composants discriminants retenus et l'ordre dans lequel on les utilise. Le modèle que nous avons choisi et qui est reproduit *en annexe* nous paraît le plus simple

possible car il réduit au minimum les difficultés de repérage des composants grâce à l'analyse préférentielle des zones de résolution élevée du diagramme.

Nous avons, en effet, utilisé au maximum la région des ω -gliadines. Celle-ci, en raison du poids moléculaire élevé de ses composants (CHARBONNIER, 1971) renferme des bandes diffusant peu dans le gel et dont la séparation apparaît excellente. L'hétérogénéité de ces ω -gliadines et notamment des moins mobiles d'entre elles (zone : 21 à 30) est d'ailleurs suffisante pour permettre un premier classement très net en groupes de variétés, comme l'indique le tableau 5.

TABLEAU 5

Classement en types variétaux à partir de la constitution des oméga-gliadines lentes

Dénomination du groupe	Variété type	Constitution des oméga-gliadines lentes
A ₁	« Cappelle »	22-26-30
A ₂	« Prestige »	22-25-26-30
A ₃	« Florence-Aurore »	26-30
A ₄	« Heurtebise »	25-26-30
A ₅	« Dragon »	21-25-26-28-30
B ₁	« Magali »	21-25-28
B ₂	non représenté chez les variétés françaises	21-25-28-30

Dans un second temps seulement, afin d'obtenir une différenciation plus poussée, on a fait appel aux composants α , β et γ du diagramme.

L'examen du tableau général révèle que sur les 73 variétés françaises mentionnées, 66 peuvent être reconnues sans ambiguïté, au moyen d'une ou plusieurs différences significatives. En revanche 7 variétés ne peuvent être reconnues séparément et figurent sous forme de 2 groupes de 3 et 4 variétés respectivement, au sein desquels les indices de dissimilarité sont nuls. C'est le cas du groupe : « Cappelle » — « Ouest » — « Trio », d'une part et : « Capitole » — « Ducat » — « Moisson » — « Splendeur » d'autre part. On atteint donc ici, pour cet assortiment variétal, la limite des possibilités de différenciation offertes actuellement par la seule technique d'électrophorèse des gliadines.

Il faut cependant souligner que, contrairement à ce qu'on observe avec les variétés d'origine étrangère, la détermination des blés d'hiver français pose un problème délicat en raison de la relative homogénéité des diagrammes. Il existe en particulier un ensemble de 19 variétés d'hiver d'origine typiquement française (soit 26 p. 100 des blés du Catalogue), dont les ω -gliadines sont absolument identiques.

Ces considérations biochimiques rejoignent celles formulées par l'agronome russe FLAKSBERGER (1935) uniquement sur la base de critères agronomiques et notamment l'existence d'un écotpe « gallicum » au sein de l'espèce *T. aestivum*. JONARD (1951) soulignait d'ailleurs que cette convergence ne pouvait être due à une action sélective du milieu, mais provenait essentiellement de l'emploi répété des mêmes

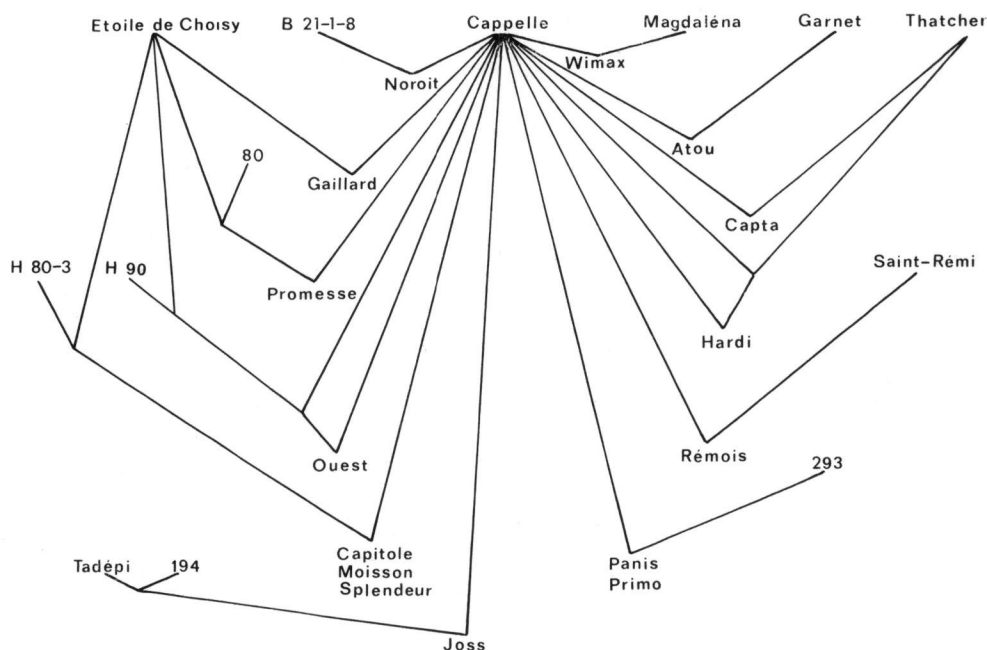


FIG. 3. — *Filiation de quelques variétés françaises issues de « Cappelle »*

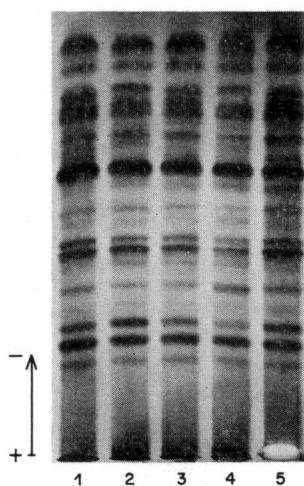


FIG. 4. — *Exemple de grande similitude dans les diagrammes électrophorétiques de quelques variétés françaises de parenté génétique élevée*

- | | |
|------------------|---------------------|
| 1 : « Promesse » | 4 : « Vilmorin 53 » |
| 2 : « Rémois » | 5 : « Noroit » |
| 3 : « Top » | |

géniteurs par les sélectionneurs français. Ainsi, l'examen des croisements ayant donné naissance aux 80 variétés les plus connues à l'époque révélait qu'en tout, 8 variétés seulement avaient été employées comme géniteurs et figuraient dans leur origine.

Cette remarque demeure valable pour un certain nombre de blés actuels et, à titre d'exemple, la figure 3 fournit la filiation de quelques variétés descendant de « Cappelle ». Cela montre à quel point la parenté génétique de nombreux blés, même de création récente, reste élevée (JODRIER, 1972), ce qui se traduit par une grande similitude des diagrammes (fig. 4) et explique les difficultés rencontrées lors de certains essais d'identification.

Inversement, comme cela ressort du tableau de détermination et du calcul des indices de dissimilarité, lorsque la sélection française a fait appel à des géniteurs nouveaux, notamment lors de la création des blés de printemps (« Florence-Aurore », « César », « Clairon », « Kolibri », « Chrismar », ...) on observe une beaucoup plus grande différenciation électrophorétique, de sorte que ces variétés peuvent être reconnues très rapidement (fig. 5).

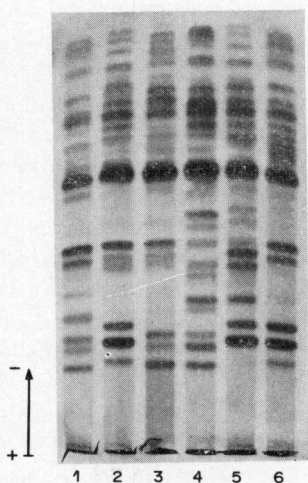


FIG. 5. — Exemple de grande différenciation électrophorétique chez quelques blés de printemps

- | | |
|-----------------|------------------|
| 1 : « Capta » | 4 : « César » |
| 2 : « Rex » | 5 : « Sirius » |
| 3 : « Kolibri » | 6 : « Chrismar » |

D. — Applications

Au plan appliqué, les résultats dont nous venons de faire état peuvent contribuer, dès à présent, à résoudre différents problèmes rencontrés par les sélectionneurs, les producteurs ou les industriels.

Ainsi, il apparaît possible de *vérifier l'identité d'une variété présumée*, c'est-à-dire de répondre à la question : « Ce lot de blé est-il bien (par exemple) de la variété « Rex » ? Il suffit pour cela de procéder à une électrophorèse des gliadines de ce blé parallèlement à un témoin « Rex » de collection. Si aucune différence ne peut être décelée entre les deux diagrammes, on fournira une réponse positive : « Ce blé, possède effectivement le diagramme de « Rex ». Dans les deux cas signalés où plusieurs variétés

possèdent des diagrammes pratiquement identiques, il y aura évidemment lieu de faire certaines réserves. Par exemple : « Ce blé possède le diagramme « Capitole », mais il pourrait s'agir de « Moisson », « Splendeur » ou « Ducat » car notre méthode ne permet pas de les différencier avec certitude. »

Par ailleurs, l'utilisation du tableau de détermination chimiotaxonomique doit permettre de *retrouver le nom d'une variété française inconnue à partir de son diagramme électrophorétique*. La principale difficulté rencontrée ici se situe au niveau du repérage de la mobilité des composants. Pour faciliter ce travail, il est recommandé de déposer l'extrait de gliadines dans le gel, à côté d'un témoin pour lequel les mobilités des composants sont déjà bien connues. Enfin, les données quantitatives schématisées peuvent être établies soit à partir d'un densitogramme intégré du gel, soit par simple observation des diagrammes, solution rapide et d'une approximation généralement suffisante.

Le tableau de détermination a été limité ici aux 73 variétés de blé tendre inscrites au catalogue français. On peut évidemment le mettre régulièrement à jour en y incorporant les nouveaux blés au fur et à mesure de leur inscription. Il est également possible de l'étendre à d'autres échantillons tels que les blés communautaires. C'est d'ailleurs ce que nous étudions actuellement. On peut, en outre, envisager de construire des tableaux semblables, pour d'autres céréales ou d'autres végétaux pour lesquels se pose le problème de l'identification variétale. Dans ces derniers cas, il est vraisemblable qu'une remise au point de la méthode s'imposera car rien ne prouve qu'on trouvera d'emblée dans tous les cas des fractions spécifiques de type prolamine dont l'extraction et le fractionnement seront aussi simples que pour la gliadine du Blé.

D'autres problèmes restent cependant posés. Ainsi, on a travaillé jusqu'ici sur des lots de variétés pures et il serait donc intéressant d'étudier les diagrammes obtenus dans le cas de mélanges. C'est une question que nous étudions par ailleurs mais qui s'annonce beaucoup plus complexe, surtout dans le cas de mélanges de variétés génétiquement voisines.

On peut également s'interroger sur la question des relations éventuelles entre les données du diagramme gliadine et les propriétés (force boulangère, rendement, résistance aux maladies, ...) des variétés et lignées sélectionnées, d'autant que certaines équipes ont déjà progressé dans ce domaine (DOEKES, 1972 ; SOZINOV, 1974). Il est cependant à prévoir que l'utilisation de la constitution des gliadines en tant que test de sélection soit subordonnée à des connaissances plus fondamentales, notamment celle du déterminisme génétique des composants du diagramme.

Si l'on étudie la transmission de ces composants lors du croisement de 2 variétés, on observe d'ailleurs que les lignées descendantes héritent souvent en partie du parent mâle et en partie du parent femelle. Ainsi, à titre d'exemple (fig. 6), le diagramme de la variété « Marly » (issue du croisement « Élite » $\times$ « Marne ») renferme des composants provenant typiquement d'« Élite » (bandes 44, 55, 85) et de « Marne » (bandes 22, 75, 93). Certains composants caractéristiques d'une variété peuvent donc être transmis à certaines lignées descendantes tandis que d'autres ne sont pas transmis. Ainsi, en analysant les diagrammes de différents blés issus d'« Étoile de Choisy » (variété caractérisée par la bande 60), on remarque que certains d'entre eux (« Brennus », « Gaillard », « Régulus ») ont hérité pleinement de ce composant alors que d'autres (« Capitole », « Ducat », « Ouest », ...) ne le possèdent pas. Bien qu'on ne puisse pas encore conclure quant aux relations qui unissent éventuellement tel

composant à telle propriété de la lignée sélectionnée, cela tend à confirmer que l'hétérogénéité des gliadines constitue un certain marqueur génétique. On peut donc penser que l'étude entreprise et notamment le calcul d'indices de similarité facilitera une approche biochimique de ces différents problèmes de génétique et d'amélioration des plantes.

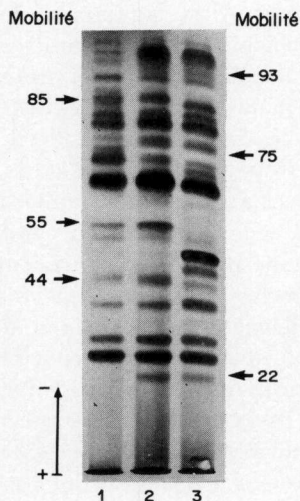


FIG. 6. — Exemple de transmission des composants du diagramme gliadine lors du croisement de 2 variétés :

1 : « Élite » ; 2 : « Marly » = « Élite » × « Marne » ; 3 : « Marne »

CONCLUSION

La méthode d'électrophorèse des gliadines en gel d'amidon, présente, par rapport aux autres critères d'identification variétale, d'importants avantages :

- spécificité très élevée,
- totale indépendance à l'égard des conditions culturales,
- possibilités de miniaturisation (travail sur 1 seul grain) pouvant être par ailleurs précieuses lors des études de lignées au cours des premières générations,
- travail sur grain broyé, farine ou issues, indifféremment,
- relative rapidité : résultat lisible 24 à 36 heures après réception de l'échantillon.

Au plan appliqué, cette méthode semble donc constituer un test simple, rapide et précis de contrôle de l'identité d'une variété présumée, d'une part, d'identification d'une variété inconnue, d'autre part.

A l'exception de deux groupes de blés génétiquement très voisins toutes les variétés actuellement inscrites au catalogue français peuvent être différenciées. La méthode décrite offre donc des possibilités nettement supérieures à tout ce qui existait jusqu'ici en matière de critères d'identification variétale. Dans l'avenir, elle pourrait donc être retenue par la législation en matière de contrôle variétal et les

diagrammes gliadines pourraient constituer un critère supplémentaire dans les fiches descriptives des blés.

Nous ne préconisons pas pour autant l'emploi exclusif de l'électrophorèse des gliadines car, si les résultats rapportés ici avaient pour objectif d'examiner les possibilités de la méthode jusqu'à leur limite extrême, on peut concevoir d'appliquer celle-ci en conjugaison avec d'autres tests. Ainsi, notamment dans les cas où les diagrammes forment un groupe non différenciable, on pourrait utiliser en second lieu, soit des tests classiques, soit encore une électrophorèse d'autres protéines ou enzymes spécifiques. Rappelons à cet égard qu'au sein du groupe de variétés déjà cité : « Capitole » — « Moisson » — « Splendeur », « Capitole » se distingue des deux autres par son zymogramme phosphatase, « Moisson » par sa peroxydase (KOBREHEL et FEILLET, 1974), « Splendeur » par sa β -amylase (JOURDRIER, 1974). Rien n'interdit donc dans l'avenir d'associer à la méthode actuellement décrite, de nouveaux tests dont certains, comme ceux fondés sur des réactions immunospécifiques, pourraient être extrêmement rapides.

On peut également reprocher à la technique d'électrophorèse des gliadines d'exiger la préparation quotidienne de gels d'amidon, dans des conditions que seuls des laboratoires de recherches peuvent actuellement offrir. Il serait donc intéressant d'y substituer une technique utilisant des supports d'électrophorèse plus maniables tels que le polyacrylamide ou l'acrylamide-agarose, plus compatibles avec les possibilités d'un laboratoire de contrôle. Malheureusement, les essais effectués dans le sens d'une telle vulgarisation de la technique n'ont pas permis, à ce jour, d'obtenir de façon reproductible, des résolutions aussi élevées qu'en gel d'amidon.

Sur un plan plus fondamental, on peut enfin s'interroger sur cette originalité de constitution observée chez les protéines de type gliadine. On sait, d'une part, qu'elles appartiennent à la catégorie des protéines de réserve du grain dont le rôle n'est, en principe, que de servir de nourriture à la plantule lors de la germination. Mais, d'autre part, on constate paradoxalement que leur hétérogénéité électrophorétique présente à la fois une grande complexité, une exceptionnelle variabilité au niveau variétal et une totale indépendance vis-à-vis des facteurs externes. Comment expliquer l'existence de telles propriétés chez une protéine synthétisée dans le grain à des fins de réserve ?

Selon les travaux les plus récents (MOSSÉ, 1973), il semblerait que ce soit précisément en raison de leur absence de rôle fonctionnel dans la plante que les composants de la gliadine apparaissent aussi diversifiés. En effet, contrairement à ce qui a lieu avec les protéines fonctionnelles de type enzyme ou histone, ou protéine ribosomale, la constitution des gliadines, synthétisées par la plante en quelque sorte en bout de chaîne, a certainement pu supporter un grand nombre de mutations non létales ce qui expliquerait la grande diversité observée pour les composants gliadines des blés actuels.

Parallèlement, en raison de cette relative absence de fonction vitale pour la plante, peut-être est-il permis de penser que la synthèse des gliadines n'est pas soumise à des contrôles aussi rigoureux que celle des protéines de type enzymatique. Contrairement à ces dernières, pour lesquelles la régulation des différentes voies de synthèse possibles peut parfois être influencée par les conditions de milieu, les gliadines présenteraient alors naturellement une remarquable stabilité de constitution.

SUMMARY

THE IDENTIFICATION OF WHEAT VARIETIES :
 THE DRAWING UP OF A GENERAL TABLE OF DETERMINATION BASED
 ON THE ELECTROPHORETIC DIAGRAM OF GRAIN GLIADINS

The electrophoretic heterogeneity of the gliadin fraction of wheat grain, in starch gel, shows a total independence of growing conditions and thus constitutes a varietal factor. The use of improved experimental conditions and an analysis limited to the significant differences alone permits the objective utilization of the qualitative and quantitative data of the diagrams obtained.

Thus, on the one hand, similarity indices are defined, the advantage of which is to quantify the analogy of varietal electrophoregrams and to show indirectly a form of genetic relationship between wheats. On the other hand, a general table of varietal identification is supplied, built up solely from the analysis of the electrophoretic diagrams of gliadins; With the exception of two groups of varieties that are genetically very close, all the wheats at present listed in the French Catalogue can thus be quickly and directly differentiated from grain or flour.

Finally, in addition to the new possibilities offered, in practice, to confirm the nature of a presumed variety or to identify an unknown batch of seeds, the method appears to constitute an original biochemical way of approaching various problems of genetics and plant breeding.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- AUTRAN J.-C., 1973. L'identification des variétés de blés. *Bull. Anc. Élèves, École fr. Meunerie*, **256**, 163-169.
- AUTRAN J.-C., 1974. (Résultats non publiés).
- AUTRAN J.-C., BOURDET A., 1973. Nouvelles données permettant l'exploitation de l'hétérogénéité électrophorétique des gliadines du grain de blé en vue d'une identification variétale. *C. R. Acad. Sci. Paris*, **277**, Sér. D, 2081-2084.
- BOURDET A., FEILLET P., METTAVANT F., 1963. Sur le comportement électrophorétique des prolamines du blé en gel d'amidon. *C. R. Acad. Sci.*, Paris, **256**, Sér. D, 4517-4520.
- CHARBONNIER L., 1971. Fractionnement de l'oméga-gliadine sur sulfoéthylcellulose. *C. R. Acad. Sci.*, Paris, **272**, Sér. C, 709-712.
- CHARBONNIER L., 1973. Étude des protéines alcool-solubles de la farine de blé. *Biochimie*, **55**, 1217-1225.
- COULSON C. B., SIM A. K., 1961. Starch gel electrophoresis of isolated wheat gluten. *Biochem. J.*, **80**, 46-47.
- DEDIO W., KALTSIKES P. J., LARTER E. N., 1969. Numerical chemotaxonomy in the genus *Secale*. *Can. J. Bot.*, **47**, 1175-1180.
- DHESI N. S., DESORMEAUX R. W., PAUKSENS J., 1971. Laboratory techniques for distinguishing winter wheat cultivars. *Proc. Assoc. Off. Seed Anal.*, **61**, 91-98.
- DOEKES G. J., 1968. Comparison of wheat varieties by starch gel electrophoresis of their grain proteins. *J. Sci. Food. Agric.*, **19**, 169-176.
- DOEKES G. J., 1972. (Communication personnelle).
- ELLIS R. P., 1971. The identification of wheat varieties by the electrophoresis of grain proteins. *J. nat. Inst. agric. Bot.*, **12**, 223-235.
- ELTON G. A. M., EWART J. A. D., 1962. Starch gel electrophoresis of cereal proteins. *J. Sci. Food. Agric.*, **13**, 62-72.
- FEILLET P., 1965. Contribution à l'étude des protéines du blé. Influence des facteurs génétiques, agronomiques et technologiques. *Ann. Technol. agric.*, **14**, HS 1, 1-94.
- FEILLET P., BOURDET A., 1967. Composition protéique et caractéristiques génétiques des blés. *Bull. Soc. Chim. Biol.*, **49**, 10, 1273-1283.
- FEILLET P., KOBREHEL H., 1972. Recherche et dosage des produits de blé tendre dans les pâtes alimentaires par électrophorèse des protéines solubles. *Ann. Technol. agric.*, **21**, 1, 17-24.
- FLAKSBERGER, 1935. *Les blés. Monographie* (en russe) Moscou-Léningrad.
- FOUCHARD M., CHESNEAUX M. T., 1974. Identification des variétés de blé au stade plantule à l'aide du fongicide Tridemorph. *C. R. Acad. Agric.*, **60**, 437-442.

- FRIEDBERG L., 1933. Essai de classification des blés d'après leur réaction à l'acide phénique. *Annales agron.*, **5**, 697-736.
- HUEBNER F. R., ROTHFUS J. A., 1968. Gliadin proteins from different varieties of wheats. *Cereal Chem.*, **45** (3), 242-253.
- JONARD P., 1951. *Les blés tendres cultivés en France*. I. N. R. A., Paris, 459 p.
- JOUDRIER P., 1972. Contribution à l'étude génétique de la β -amylase du grain de Blé. Thèse Univ., Paris XI, 106 p.
- JOUDRIER P., 1974. Spécificité génétique de la β -amylase chez *Triticum aestivum* : existence de cinq types variétaux de zymogrammes. *C. R. Acad. Sci.*, Paris, **278**, Sér. D, 1777-1780.
- JOUDRIER P., 1974. (Résultats non publiés).
- KOBREHEL K., FEILLET P., 1974. (Résultats non publiés).
- KOBREHEL K., GAUTIER M. F., 1974. Genetic variability in peroxydases composition in wheat. *Can. J. of Plant Sci.* (sous presse).
- KONAREV V. G., GUBAREVA N. K., GAVRILYUK I. P., 1970. Marqueurs protéiques des génomes de Blé et d'espèces sauvages apparentées. II. Analyse comparative des gliadines (en russe). *Vestn. Sel'skokhoz. Nauki* (Moscou), **15** (8), 109-114.
- LEE J. W., WRIGLEY C. W., 1963. The protein composition of gluten extracted from different wheats. *Aust. J. exp. Agric. Animal Husbandry*, **3** (9), 85-88.
- MOSSÉ J., 1973. (Communication personnelle).
- MOSSÉ J., 1974. Hétérogénéité et polymorphisme des protéines et isoenzymes végétales : Aspects moléculaires et évolutifs. *Physiol. vég.*, **11** (2), 361-384.
- OSBORNE T. B., 1907. *The proteins of wheat kernel*. Carnegie Institution of Washington. Pub. n° 84.
- PENCE J. W., WEINSTEIN N. E., MECHAM D. K., 1954. Differences in the distribution of components in albumen preparations from durum and common wheat flours. *Cereal Chem.*, **31**, 396-406.
- REBISCHUNG J., KARSKA K., 1952. Étude de la valeur systématique de quelques caractères observables sur le grain et les plantules de Blé tendre. *Ann. Amélior. Plantes*, **1**, 1-30.
- SILANO V., DE CILLIS U., POCCHIARI F., 1969. Varietal differences in albumin and globulin fractions of *Triticum aestivum* and *Triticum durum*. *J. Sci. Food. Agric.*, **20** (5), 260-261.
- SIMMONDS D. H., BOND E. E., GRAHAM D., LEE J. W., WRIGLEY C. W., McRITCHIE F., 1973. *Annual report of wheat Research Unit*, C. S. I. R. O., 26 p.
- SOZINOV A. A., 1974. (Communication personnelle).
- SOZINOV A. A., POPERELLIA F. A., 1971. Emploi de l'électrophorèse verticale en gel d'amidon des protéines alcool-solubles de l'albumen, comme méthode d'étude des caractéristiques génétiques du Blé (en russe). *Dokl. Vses. Akad. Sel'skokhoz. Nauk.*, **2**, 9-11.
- SOZINOV A. A., POPERELLIA F. A., STAKANOVA A. I., 1973. Polymorphisme intervariétal des gliadines de quelques variétés de Blé (en russe). *Dokl. Vses. Akad. Sel'skokhoz. Nauk.*, **6**, 8-11.
- WOYCHICK J. H., BOUNDY J. A., DIMLER R. J., 1961. Starch gel electrophoresis of wheat gluten proteins with concentrated urea. *Arch. Biochem. Biophys.*, **94**, 477-482.
- WRIGLEY C. W., 1972. The biochemistry of the wheat protein complex and its genetic control. *Cereal Sci. To-day*, **12**, 370-375.
- WRIGLEY C. W., SHEPHERD K. W., 1973. Electrofocusing of grain proteins from wheat genotypes. *Ann. N. Y. Acad. Sci.*, **209**, 154-162.

ANNEXE

CLÉ DE DÉTERMINATION DES VARIÉTÉS DE BLÉ TENDRE D'HIVER ET DE PRINTEMPS (P) DU CATALOGUE FRANÇAIS 1974 AU MOYEN DU DIAGRAMME ÉLECTROPHORÉTIQUE DES GLIADINES

■ Présence (++) ou (+++) du composant 26 : **Groupe A**

◆ Présence (+) de 22 et absence de 21

● Présence du groupe caractéristique 22-26-30 : **Type A 1**

Présence (+++) de 60 (accompagné du groupe 43-45-50)

Présence (++) ou (+++) de 74

Présence (++) de 98 « Gaillard »

Absence ou tr. de 98 « Étoile de Choisy »

Absence de 74 « Brennus »

Absence de 60

Présence de 37

Présence de 34 et 39 « Aronde » (P)

Absence de 34 et 39

Présence (+++) de 49 « Courtot »

Présence (+) de 49

Présence (+++) de 53 « Clément »

Traces de 53 « Manella »

Absence de 37

Présence de 41

Présence (++) de 93 et 98 « Markus »

Absence de 93 et 98

Présence (++) de 74 et absence de 34 « Asso »

Absence de 74 et tr. de 34 « Prieur »

Absence de 41	
Présence de 39	
Présence simultanée de 53 (tr. ou +) et de 56 (+ ou ++)	
(groupe des 20 variétés françaises à ω -gliadines identiques)	
Présence de 74	
Présence (++) ou (+++) de 81	
Présence (++) ou (+++) de 77	
Présence (++) de 85	« Joss »
Absence de 85	
Présence de 79	« Hardi »
Absence de 79	« Nicam »
Traces de 77	
Présence de 83	
Présence de 85	
Présence de 96	« Bicoop » (P)
Absence de 96	« Boulmiche »
Absence ou faibles tr. de 85	
Présence de 71	« Promesse »
Absence ou tr. de 71	
Présence (++) de 68 et absence de 85	« Noroit »
Présence (+ ou tr. de 68) et tr. de 85	« Top »
Absence de 83 et présence de 85	
Présence de 93	« Eссор »
Absence de 93	« Rémois »
Absence ou tr. de 81	
Présence de 85 et absence de 83	« Vilmorin 53 »
Absence de 85 et présence de 83	
Présence (++) de 98	{ « Cappelle » « Ouest » « Trio »
Absence ou tr. de 98	
	« Wattines »

Absence de 74 (avec toujours présence de 91)	« Capitole » « Ducat » « Moisson » « Splendeur »
Caractères différents (absence de l'un au moins des composants 53 et 56)	
Présence de 75	
Présence (+++) de 49	
Présence de 93	« Marne »
Absence de 93	« Heima »
Absence de 49	« Marly »
Absence de 75	
Présence (++) ou (+++) de 49	
Présence (+++) de 39	« Clédor »
Présence (+) ou tr. de 39	
Présence (++) de 43 et 83	« Bocquiau »
Absence ou tr. de 43 et 83	« Montjoie »
Absence ou tr. de 49	« Bizel »
Absence de 39	
Présence (+++) de 49	
Présence de 93	« Rex » (P)
Absence de 93	« Chrismar » (P)
Absence ou faible présence de 49	
Présence de 74	
Présence (++) de 85	« Maris Huntsman »
Absence ou tr. de 85	
Présence (+) de 93	« Atou »
Absence de 93	
Présence (+++) de 77 et (+ ou ++) de 79	« Flinor »
Présence (++) de 77 et (tr. ou +) de 79	
Présence (++) de 62	« Champlein »
Traces de 62	« Poncheau »

Absence de 74

Présence de 85 « Charles Péguy » (P)

Absence de 85 « Talent »

● *Présence du groupe 22-25-26-30 : Type A 2*

Présence (+++) de 68 et absence de 46 « Prestige »

Absence de 68 et présence (+) de 46 « Floress »

◆ *Absence de 22 et de 21*

● *Présence du groupe 26-30 : Type A 3*

Présence de 33 « Atys » (P)

Absence de 33

Présence de 37

Présence de 46 « Sirius » (P)

Absence de 46 « Clairon » (P)

Absence de 37

Présence complète du groupe caractéristique 44 (+ ou tr.) — 46 (++) ou (+++) — 49 (+ ou tr.)

Présence (++) de 93 « Aquilon »

Absence ou tr. de 93

Présence (++++) de 71 « Élysée »

Absence de 71

Présence de 39 « Astral »

Absence de 39 « Comtal »

Absence totale ou partielle des composants du groupe 44-46-49

Présence (++) ou (+++) de 49

Présence (++) ou (+++) de 39

Présence (+++) de 96 « Magdaléna »

Présence (+) de 96 « Goya »

Absence ou tr. de 39 « Florence-Aurore » (P)

Absence ou tr. de 49 « Élite »

- *Présence du groupe 25-26-30 : Type A 4* « Heurtebise »
- ◆ *Présence de 21 et absence de 22 : Présence du groupe 21-25-26-28-30 : Type A 5* « Dragon »
- *Absence du composant 26. Présence du doublet 25-28 : Groupe B*
 - ◆ *Présence du groupe caractéristique 21-25-28 : Type B 1*
 - Présence (++) ou (+++) de 46
 - Présence (++) ou (+++) de 83
 - Présence (++) de 81
 - Présence de 39
 - Présence de 74 et 90 « Cadet »
 - Absence de 74 et 90 (présence de 72 et 91) « Panis »
 - Absence de 39 « Fournil »
 - Traces de 81
 - Présence de 53 et 56 « Primo »
 - Absence de 53 et 56 « Capta » (P)
 - Absence de 83 « Magali »
 - Absence ou tr. de 46
 - Présence (++) ou (+++) de 56 et (+) de 57
 - Présence de 39 « Huquin »
 - Absence de 39 « Capest »
 - Absence ou tr. de 56 et 57
 - Présence (++) ou (+++) de 34
 - Présence (++) de 45 « Mistral »
 - Absence ou tr. de 45
 - Présence (++) de 39 « Germinal » (P)
 - Absence de 39 « Étendard »
 - Traces de 34
 - Présence de 55 et absence de 93 « César » (P)
 - Absence de 55 et présence de 93 « Kolibri » (P)
 - ◆ *Présence du groupe 21-25-28-30 : Type B 2* (pour mémoire) : non représenté chez les blés français.

INDUCED POLLEN STERILITY IN PETUNIA. MODE OF INHERITANCE AND TAPETAL BEHAVIOR

Indra Sen SINGH

*Laboratoire de Mutagenèse,
Station d'Amélioration des Plantes,
Centre de Recherches de Dijon, I. N. R. A.,
B. V. 1540, 21034 Dijon Cedex*

SUMMARY

A study was undertaken to investigate the characteristics of different mutants for induced pollen sterility in *Petunia hybrida* HORT. The F_1 hybrid zygotes (TL-h₁ ♀ × Sf-1a ♂) were exposed to a 0.2 p. 100 solution of ethyl methane sulfonate and to 0.75 kR of ⁶⁰Co gamma rays. Their seeds were sown and pollen sterile plants were observed in the M_1 . The pattern of inheritance in the F_2 and the backcrosses of some selected pollen sterile M_1 mutants showed that sterility mutations had been induced. Whether the mutations are recessive or dominant is not yet known, but it has been shown that they act through the sporophytic tissues.

Morphological and cytological observations on four highly sterile M_1 plants showed a similar abnormal behavior of the tapetum. The tapetum of the pollen sterile anthers was thicker, more vacuolated and did persist until a later stage than those in fertile anthers. It is suggested that (i) the persistence of the tapetum after a certain stage blocks the trophic process required for the development of the microspores into viable pollen, and (ii) the cause of pollen abortion is sporophytic even when no inheritance of the sterility is observed.

I. — INTRODUCTION

The role of mutagens in inducing sterility has been investigated in various higher plants (CORNU and DOMMERGUES, 1972 ; EHRENBURG *et al.*, 1966 ; EKBERG, 1969 ; ERICHSEN and ROSS, 1963 ; GAUL, 1964 and WELZEL, 1954).

ERICHSEN and ROSS (1963) have shown that the colchicine-induced male sterility in Sorghum is due to the mutation of a cytoplasmic factor. The fertility was restored by either one or two dominant genes interacting with some complementary factors. Delayed degeneration of the tapetal cells in the mutants was also observed by these two authors.

WELZEL (1954) studied a male sterile mutant of *Petunia* induced by irradiation. He showed that male sterility in the mutant is controlled by three linked genes (ms_1 ,

ms₂ and *parv*) and that pollen abortion in this genetically sterile mutant is associated with an abnormal tapetal behavior similar to that of the cytoplasmically sterile *Sorghum* mutants.

In the present study, an attempt is made to investigate the pollen sterility induced in *Petunia* by treating hybrid zygotes with ethyl methane sulfonate (EMS) and gamma rays. This paper reports the inheritance, in F_2 and backcrosses, of induced mutations for pollen sterility. A comparative study of microsporogenesis and development of male gametophyte in some highly sterile M_1 and control plants was also undertaken.

2. — MATERIAL

Two highly inbred lines of *Petunia hybrida* HORT., TL-h₁, and Sf-1a, were supplied by the Mutagenesis Laboratory of the I. N. R. A., Plant Breeding Station in Dijon. These lines carry the following marker genes for floral pigmentation ⁽¹⁾ :

- TL-h₁ : $\frac{aR}{Ar} P_1 P_2 p_3$ } located on chromosomes V, I, VII
- Sf-1a : $\frac{aR}{Ar} p_1 p_2 P_3$ } and VI, respectively.

The F_1 hybrid (TL-h₁ ♀ × Sf-1a ♂) is therefore heterozygous for five known loci. The underlined loci are linked. The recombination percentage between A and R is 0.001. P_1 is epistatic to P_2 . The following four different phenotypic groups are obtained from the backcross to either parent.

- F_1 ♀ × TL-h₁ ♂ :
- Tv ($\frac{aR}{Ar} P_1 P_3$), Tj ($\frac{aR}{Ar} P_1 p_3$), TLv ($\frac{aR}{Ar} P_1 P_3$), TLj ($\frac{aR}{Ar} P_1 p_3$) in a 1:1:1:1 ratio.
- F_1 ♀ × Sf-1a ♂ :
- Tv ($\frac{aR}{Ar} P_1 P_3$), Dv ($\frac{aR}{Ar} P_1 p_3$), Sdj + Sdj ($\frac{aR}{Ar} p_1 P_3$), Pj + Rj ($\frac{aR}{Ar} p_1 p_3$) in a 1:1:1:1 ratio.

Both lines are partially pollen sterile. SINGH (1974) has reported that the pollen fertilities of these lines and their F_1 are statistically different from one another, the hybrid being more fertile than either parental line. Furthermore, the fertility segregates in the F_2 . Thus, a number of genes control fertility, and at least part of them are different in the two lines. Moreover, color and fertility segregate independently.

3. — METHODS

3. 1. — Induction and screening of mutants for pollen fertility

Five days after pollination F_1 zygotes from the cross TL-h₁ × Sf-1a were treated by exposing the ovaries to a 0.2 p. 100 EMS solution (CORNU, 1970). At the same time, other F_1 zygotes from the same cross were given 0.75 kR of gamma rays from a ⁶⁰Co source. Of course, the untreated F_1 is to be considered as the control. Six weeks after sowing in pots in greenhouse, the seedlings were transplanted into the greenhouse field. At flowering stage, non-chimeral pollen sterile plants were chosen on the basis of pollen examination by means of a hand lens. The pollen fertility of these preselected individuals was determined from five flowers taken at random from each plant.

3. 2. — Somatic analysis of the mutants

All the plants selected from both treatments and from the control were cut into small cuttings. Ten cuttings from each M_1 and control individual were maintained in pots in greenhouse. In some plants, the number of cuttings was less than ten. From each cutting, nine flowers were taken at random and their pollen fertility was determined.

⁽¹⁾ Cf : Rapport d'activité 1968 à 1972, Laboratoire de Mutagenèse, Station d'Amélioration des Plantes, I. N. R. A., B. V. 1540, 21034 Dijon Cedex, France.

The data expressed in percent pollen fertility were adequately transformed (table 2) before being analyzed, plant per plant, according to an Among cutting-Within cuttings nested design on the basis of flowers as elementary units. In each plant, the cuttings were classified by means of Tukey's test.

3. 3. — *Pollen staining*

ALEXANDER's solution (1969) was used to stain the pollen grains. Those which became totally red were considered as fertile, while those with only partial red or complete green staining were recognized as sterile. About six hundred pollen grains per flowers were microscopically examined under low power. All the flowers studied were taken from different branches and in similar conditions *i. e.*, at 02:00 p.m. two days after anthesis.

3. 4. — *Genetic analysis of the mutants*

After grouping the cuttings within each M_1 and control plant according to Tukey's procedure, the group was chosen the mean pollen fertility of which was closest to that of the plants from which the cuttings were taken. Individuals from these groups were selfed as well as backcrossed to both parental lines. Individuals from the M_1 mutants 16A, 136B, 175B, 209C, 1694E, 1718B and 1766C, and from the control were so chosen and handled. About 100 seedlings from the F_2 (from the treated F_1) and 50 seedlings from each backcross were raised. In the control F_2 , nearly 300 seedlings were raised. Two flowers from each plant were taken at random and examined for pollen fertility.

The weighted mean percent pollen fertility of each plant was observed. The plants in each segregating generation were then grouped into ten percent pollen fertility classes (0-10, 11-20, 21-30, ... and 91-100). A homogeneity test was used to compare the distribution for each sterile mutant in F_2 and backcrosses with those of their respective controls.

3. 5. — *Genetic analysis for the marker genes in the mutants*

The sample size for the segregation analysis of marker genes was over 50 in each backcross. The phenotypes of the segregating individuals were recorded. The data from each backcross progeny were tested to the theoretical 1:1:1:1 ratio (cf. section 2).

3. 6. — *Cytological techniques*

Four highly pollen sterile M_1 mutants, *i. e.*, 136B, 246A, 1694E and 1718B, were selected for histological study. Flower buds from these mutants and the control were fixed separately at different developmental stages of microsporogenesis in formalin acetic alcohol and preserved in 70 p. 100 ethyl alcohol. Five to seven micron thick microtome cross sections were made and stained in fast green and hematoxylin.

For meiotic and mitotic studies, root tips and flower buds from all the selected M_1 plants were fixed in Carnoy's solution and stained by the Feulgen technique using para-rosanilin.

4. — RESULTS

4. 1

Table 1 presents the non-transformed percentages of pollen fertility in the control, the two parental lines and several M_1 plants. Among the M_1 mutants, about half were almost completely sterile while the others had a pollen fertility ranging from 30 to 50 p. 100 (table 1). Mitotic and meiotic behaviors of all the M_1 mutants studied were apparently similar to those of the control plants.

TABLE I
Percent pollen fertility (non-transformed)
Fertilité pollinique pour cent (non-transformée)

Treatment and Plant no.	Pollen fertility (%)	
	Range	Average fertility
Control (TL-h ₁ × Sf-1a) F ₁	82.9-94.9	89.3
TL-h ₁	27.4-61.8	48.5
Sf-1a	53.0-82.0	72.0
Ethyl methane sulfonate (0.2 %)		
16A	3.9-20.3	14.3
136B	0.4- 9.1	5.7
175B	30.3-44.3	39.8
209C	40.2-50.7	47.3
246A	0.5- 5.1	2.2
Gamma rays (0.75 kR)		
1540D	33.8-58.8	43.1
1640C	17.5-30.4	26.1
1667E	1.9-19.5	12.9
1694E	3.2- 7.8	5.6
1706D	40.5-47.5	43.0
1718B	2.6- 7.3	5.2
1744C	23.9-44.7	32.2
1766C	23.2-34.8	30.6
1810A	29.4-40.1	32.8

Table 2 shows the hierarchical analysis of variance (among and within the cuttings) for the control and for the M₁ clones. A highly significant variance component was detected among cuttings for the control and for the majority of the M₁ mutants.

Table 3 presents the transformed mean percent pollen fertility of the cuttings within each M₁ and control clones, classified according to Tukey's w-procedure at P .05. The results in table 3 agree with those in table 2.

4. 2. — *Inheritance of pollen fertility*

Table 4 presents the frequency distributions of the segregants in different pollen fertility classes in the F₂ and backcrosses for the control and the mutants. Mutant 246A did not produce seeds either by selfing or by backcrossing. This indicates that both male and female sterilities were induced in this mutant. Mutants 136B, 1694E and 1718B produced no seed by selfing. Mutant 136B produced seeds only when backcrossed to line TL-h₁. The homogeneity test between the distributions of the control and the mutants was made for the F₂ and both backcrosses (table 4).

Table 5 presents the five different types of result obtained. A tentative genetic explanation is proposed for each case.

TABLE 2

Analysis of variance of percent pollen fertility
Analyse de variance de la fertilité pollinique pour cent

Plant no.	Among-cuttings		Among-flowers-within-cuttings		Transformation used on original data (Y)
	d. f.	MS	d. f.	MS	
Control	9	1.14**	80	0.18	$\sqrt{100 - Y + 1/2}$
16A	9	392.10**	80	23.05	$\text{Arcsin } \sqrt{Y}$
136B	9	4.30**	80	0.51	$\sqrt{Y + 1/2}$
175B	2	49.32 NS	24	20.24	$\text{Arcsin } \sqrt{Y}$
209C	9	26.31 NS	80	14.97	No
246A	9	0.65*	80	0.17	$\sqrt{Y + 1/2}$
1540D	9	63.60 NS	80	23.54	No
1640C	4	5.54**	40	0.45	$\sqrt{Y + 1/2}$
1667E	8	604.65**	72	40.64	$\text{Arcsin } \sqrt{Y}$
1694E	9	0.36**	80	0.07	$\sqrt{Y + 1/2}$
1706D	9	80.33*	80	25.25	No
1718B	8	2.80**	72	0.28	$\sqrt{Y + 1/2}$
1744C	9	116.47**	80	17.84	$\text{Arcsin } \sqrt{Y}$
1766C	9	168.46**	80	27.95	$\text{Arcsin } \sqrt{Y}$
1810A	9	493.70**	80	40.65	$\text{Arcsin } \sqrt{Y}$

** : Significant at P .01.

* : Significant at P .05.

NS : Not significant at P .05.

As the pollen fertility varied from 80 to 100 p. 100, the percent *sterility* data have been used in the analysis of control cuttings.

TABLE 3

*Cuttings classification within plants according to Tukey's w-procedure (P.05)
from the analysis of variance in table 2*

*Classification des boutures dans les plantes d'après l'analyse de variance (tabl. 2),
selon le procédé de Tukey (P.05)*

Plant no.	Transformed mean percent pollen fertility of cuttings									
Control	2.69	2.89	3.05	3.14	3.19	3.22	3.30	3.38	3.65	3.92
16A	18.74	19.40	22.61	23.40	23.89	24.40	25.63	30.89	31.35	40.77
136B	1.24	1.56	1.72	1.83	1.89	1.97	2.59	2.62	2.64	3.59
175B	29.81	32.72	34.44							
209C	47.28	47.42	47.63	47.84	48.54	48.78	50.20	50.79	51.51	51.59
246A	1.14	1.24	1.32	1.35	1.37	1.42	1.51	1.74	1.89	1.91
1540D	41.55	44.07	46.34	46.48	47.35	47.66	48.31	48.63	48.98	51.48
1640C	1.19	2.05	2.60	2.75	3.24					
1667E	6.52	10.04	12.30	17.34	22.12	23.69	24.46	28.58	29.07	
1694E	1.02	1.02	1.04	1.05	1.10	1.21	1.35	1.42	1.47	1.51
1706D	38.11	38.14	39.86	41.36	41.37	41.38	42.07	43.58	44.35	48.05
1718B	1.04	1.91	1.92	2.19	2.27	2.27	2.30	2.55	3.12	
1744C	29.36	29.81	34.47	34.62	35.86	36.05	36.05	38.29	38.94	40.43
1766C	24.66	26.45	30.95	31.85	32.33	32.36	34.14	36.69	36.75	37.92
1810A	18.60	24.95	29.92	31.50	32.81	34.96	38.50	39.28	40.92	41.62

TABLE 4

*Number of plants observed in different pollen fertility (p. 100) classes in the F₂
and the backcrosses of the control and of certain pollen sterile mutants*

*Nombre de plantes observées dans les différentes classes de fertilité pollinique (p. 100) dans les F₂
et croisements en retour du témoin et de certains mutants à pollen stérile*

	Number of plants observed in different pollen fertility (%) classes										Total	Homogeneity χ^2
	0-10	11-20	21-30	31-40	41-50	51-60	61-70	71-80	81-90	91-100		
Control F ₂	6	9	16	25	25	35	58	57	52	15	298	
Control × TL-h ₁ (BC)	0	0	1	1	2	3	10	12	14	7	50	
Control × Sf-1a (BC)	0	0	2	2	1	1	9	14	20	1	50	
16A F ₂	14	17	8	7	11	12	9	7	9	1	95	65.13**
16A × TL-h ₁ (BC)	0	1	0	4	7	6	8	9	10	3	48	10.46 NS
16A × Sf-1a (BC)	0	0	2	5	6	5	7	11	14	0	50	10.19 NS
136B × TL-h ₁ (BC)	3	3	4	8	14	5	7	3	3	0	50	42.79**
175B F ₂	17	7	14	16	14	12	7	7	5	0	99	73.54**
175B × TL-h ₁ (BC)	9	6	4	10	5	5	7	1	2	0	49	51.78**
175B × Sf-1a (BC)	8	3	3	10	6	7	5	5	3	0	50	43.58**
209C F ₂	11	1	9	3	8	11	11	14	17	2	87	26.45**
209C × TL-h ₁ (BC)	3	3	4	6	1	5	7	12	6	2	49	18.70*
209C × Sf-1a (BC)	0	0	0	4	0	3	5	13	19	2	46	6.05 NS
1694E × TL-h ₁ (BC)	2	1	1	2	7	8	10	8	8	3	50	12.42 NS
1694E × Sf-1a (BC)	1	0	1	0	1	3	13	13	16	2	50	4.87 NS
1718B × TL-h ₁ (BC)	0	2	2	3	3	3	3	9	9	4	38	8.15 NS
1718B × Sf-1a (BC)	1	2	1	1	1	3	9	4	14	0	36	10.27 NS
1766C F ₂	9	4	5	12	10	16	12	21	5	1	95	26.39**
1766C × TL-h ₁ (BC)	4	4	12	7	5	6	6	1	1	0	46	52.59**
1766C × Sf-1a (BC)	5	2	4	5	5	12	2	8	5	0	48	36.99**

** : Significant at P .01 ; * : Significant at P .05 ; NS : Not significant at P .05.

(i) The F_2 distribution, with a large number of individuals in the highly sterile class (0-10 p. 100 pollen fertility) which are absent in the control distribution, shows that the mutations are inherited. The fertility was recovered by backcrossing to either parent. This suggests that the mutations are recessive. The fact that they are inherited proves that they act through sporophytic tissues.

TABLE 5

Types of results observed for the mutants in the F_2 and backcrosses. Hypothesized genetic events involved

Types de résultats observés pour les mutants dans les F_2 et croisements en retour. Hypothèses faites sur les événements génétiques incriminés

	(i)	(ii)	(iii)	(iv)	(v)
Mutant F_2	** ←	** ←	** ←	0	0
Mutant $\times$ TL-h ₁ (BC)	NS	* ←	** ←	** ←	NS
Mutant $\times$ Sf-1a (BC)	NS	NS	** ←	0	NS
Mutant	16A	209C	175B and 1766C	136B	1694E and 1718B
Possible genetic events, recalling that the parental lines have been found to carry fertility controlling genes in different states	Recessive mutations	Recessive mutations in Sf-1a	Recessive mutations in the two lines or dominant or partially dominant mutations	Dominant or recessive mutations	Recessive mutations or eliminated
Nature of sterility	Sporophytic				Sporophytic because tapetal development is abnormal

** : Significant at P .01 ; * : Significant at P .05 ; NS : Not significant at P .05 ;

0 : Seed not produced ;

← : Distribution shifted towards sterility.

(ii) The distributions in the F_2 and in the backcross to TL-h₁, with large numbers of plants in the sterile classes (0-10 and 11-20 p. 100 pollen fertility), indicate that the mutations are transmitted. In the backcross to Sf-1a, the distribution is similar to that in the control, while the distribution in the backcross to TL-h₁, shows heterogeneity with respect to the control. This suggests that recessive mutations occurred in the Sf-1a complement of the treated F_1 zygotes, since no complementation was accomplished by backcrossing to TL-h₁. These mutations cause pollen abortion also through sporophytic tissues.

(iii) In the F_2 and both backcrosses a large number of plants was observed in the highly sterile classes (0-10 and 11-20 p. 100). This indicates that dominant or partially dominant, or recessive mutations in the complements of both lines, occurred. Their transmission proves that they too are sporophytic.

(iv) No seeds were obtained from selfing and from backcrossing to Sf-1a. The occurrence of highly sterile individuals in the backcross to TL-h₁ as compared to its control suggests that mutations, acting through the sporophytic tissues, occurred. These mutations might be dominant over the factors contributed by TL-h₁ or recessive to those contributed by Sf-1a.

(v) Both backcross distributions are similar to their respective controls, and no seed was obtained from selfing. The histological investigation found a very irregular tapetal behavior which seems to be associated with pollen abortion. Hence, recessive mutations might have occurred that act through sporophytic tissues (cf. section 4.4.).

4. 3. — Segregation for the marker genes

Table 6 presents the data on phenotypic segregation for the marker genes in both backcrosses. Data from some mutant backcross progenies show that certain phenotypic groups are missing or that their frequencies are very low. As a result, such disturbed distributions do not fit to the theoretical 1:1:1:1 ratio. This suggests the loss of chromosomal material. It has been reported by CORNU and DOMMERGUES (1972) that deletions constitute the main cause of induced M_1 pollen sterility. Thus, in certain mutants, part of the total pollen sterility must be due to the loss of chromosomal material. Since this type of sterility is gametophytic, it is not sexually transmitted. Therefore, the sterility which was transmitted was not due to deletions.

4. 4. — Meiosis and microsporogenesis in certain pollen sterile and control plants

Morphological study was performed only on the four highly sterile M_1 plants, namely, 136B, 246A, 1694E and 1718B. Figures 1 to 12 provide a comparative idea of microsporogenesis and development of the male gametophyte in the control and the sterile plants. Anther development and microsporogenesis are similar in all four pollen sterile plants. The mitotic behavior of the sterile plants ($2n = 14$) was normal. The details of meiosis at metaphase I and II and anaphase I and II in the control and the sterile plants are similar. Histologically, the differentiation of the wall layers and meiosis in PMCs in the control (figs. 1-3) are similar to those of the sterile plants (figs. 7 and 8).

The tapetal cells in the sterile plants at the PMC stage are longer and wider (figs. 8 and 9) than those of the control plants (figs. 3 and 4). At the tetrad stage, the tapetal cells of the sterile anthers (figs. 10) are again longer than those of the fertile anthers (fig. 5). The tapetum in the sterile plants becomes thick and the cytoplasm highly vacuolated (figs. 11 and 12), whereas in the control the former either disappears (fig. 6) or gets very thin and dense. After the tetrad stage, the tapetal walls in the sterile anthers disintegrate and their contents coalesce to form a long highly vacuolated continuous strip of cytoplasm with many nuclei (figs. 11 and 12). In the control anthers (fig. 6), the tapetal walls thoroughly degenerate. The formation of this cytoplasmic

TABLE 6

Phenotypic segregation in the two backcrosses of the mutants and of the control
Ségrégation phénotypique dans les deux croisements en retour des mutants et du témoin

Mutant backcrossed to parent TL-h ₁ (aR P ₁ p ₃)	Number of plants in different phenotypic groups				Total	χ^2 for 1:1:1:1 ratio
	T _v (AR P ₁ P ₃)	T _j (AR P ₁ p ₃)	TL _v (aR P ₁ P ₃)	TL _j (aR P ₁ p ₃)		
16A × TL-h ₁	55	0	55	0	110	110.00**
136B × TL-h ₁	23	17	14	20	74	2.42 NS
175B × TL-h ₁	50	60	0	3	113	103.24**
209C × TL-h ₁	20	33	29	24	106	3.66 NS
1694E × TL-h ₁	31	29	34	17	111	6.01 NS
1718B × TL-h ₁	14	10	7	7	38	3.48 NS
1766C × TL-h ₁	35	15	28	22	100	8.72*
Control × TL-h ₁	13	17	8	12	50	3.28 NS

Mutant backcrossed to parent Sf-1a (Ar p ₁ P ₃)	Number of plants in different phenotypic groups				Total	χ^2 for 1:1:1:1 ratio
	T _v (AR P ₁ P ₃)	D _v (Ar P ₁ P ₃)	Sd _j + S _j (Ar p ₁ P ₃)	P _j + R _j (AR p ₁ P ₃)		
16A × Sf-1a	35	42	19	16	112	16.78**
136B × Sf-1a		seed not produced				
175B × Sf-1a	11	51	44	5	111	57.76**
209C × Sf-1a	22	13	26	24	85	4.65 NS
1694E × Sf-1a	30	22	22	25	97	2.33 NS
1718B × Sf-1a	1	1	19	15	36	29.33**
1766C × Sf-1a	64	50	0	0	114	117.44**
Control × Sf-1a	13	14	8	15	50	2.32 NS

** : Significant at P .01 ; * : Significant at P .05 ; NS : Not significant at P .05.

Remarks on different M₁ mutants :

16A : Deletion linked to, or overlapping, p₃ on chromosome VI in the complement contributed by TL-h₁ and small deletion near p₁ on chromosome I in the complement contributed by Sf-1a.

175B : Deletion near aR on chromosome V in the complement contributed by TL-h₁.

1718B : Deletion near P₁ on chromosome I in the complement contributed by TL-h₁.

1766C : Deletion linked to, or overlapping, p₁ on chromosome I in the complement contributed by Sf-1a.

strip, which concentrates at the anther periphery, reduces the anther cavity; as a result the microspores crowd together (figs. 11 and 12). In the pollen sterile plants the disorganized tapetal cells persist even after the pollen grains are formed (figs. 11 and 12), whereas in the fertile plants the tapetal cells degenerate after the tetrad stage (fig. 6). The same abnormal behavior of the tapetum was observed in all four pollen sterile mutants.

In some sterile plants, the four microspores of the tetrads collapse together (fig. 10). In the sterile plants the degeneration also occurs in young and mature pollen (figs. 11 and 12). Mature anthers have no fertile pollen; at most, they contain deformed and nonviable microspores (figs. 11 and 12).

5. — DISCUSSION AND CONCLUSION

In an earlier paper, SINGH (1974) has reported that the untreated F_1 hybrid between lines TL- h_1 and Sf-1a is heterozygous for an unknown number of pollen fertility loci, with quite many epistatic genes. Their segregation in F_2 and backcrosses yields a very large number of different microspores. All the possibilities were not exhausted by the sample size (6 000 pollen-grains/plant). This can explain the variability observed both within and between the F_1 plants. This can also reasonably explain the observed significant variability among the cuttings within the untreated control F_1 and within the mutant plants (tables 2 and 3).

The variability was not significant in mutants 175B, 209C and 1540D (table 2). This could be explained by epistatic hindering of the mutations.

It has been demonstrated by EKBERG (1969) that induced sterility in Barley is controlled by a recessive mutation. ERICHSEN and ROSS (1963) have shown that the fertility restoration in colchicine-induced cytoplasmic male sterile mutants of Sorghum is accomplished by one or two dominant genes interacting with complementary genes. In *Capsicum annuum* L., NOVÁK (1971-1972) has found that pollen sterility depends upon two pairs of nuclear genes. In another study, WELZEL (1954) has observed in a radiation-induced mutant of *Petunia hybrida* HORT. that pollen sterility is controlled by two pairs of recessive factors (ms_1 and ms_2) both linked to gene *parv*.

Our observations show that the induced pollen sterility in *P. hybrida* HORT. is controlled by recessive, dominant or partially dominant nuclear factors. Chromosomal aberrations can cause pollen sterility in M_1 mutants only, as shown by CORNU and DOMMERGUES (1972). From the results obtained up to now, we cannot estimate the number of nuclear factors that are involved in the regulation of induced pollen sterility. The study is being continued by the genetic tests of the highly sterile individuals (0-10 p. 100 pollen fertility) found in some backcrosses, as they are expected to carry the gene(s) responsible for sporophytic sterility.

Morphological observations on the four highly pollen sterile M_1 mutants show that hypertrophy, vacuolation of the tapetal cells, formation of abnormal tapetal inclusions and persistence of the tapetal cells in the sterile plants are associated with pollen abortion. Similar results were found by SINGH and HARDLEY (1961), ERICHSEN

and ROSS (1963) and OVERMAN and WARMKE (1972) in Sorghum, ZENKTELER (1962) in Carrots, DUBEY and SINGH (1965) in Flax, WELZEL (1954) and MARREWIJK (1968) in *Petunia*.

The most obvious abnormality is the thickening and disorganization of the tapetal layer in the postmeiotic sterile anthers. As a result of the thickening, food materials are retained in the tapetum instead of being made available to the PMCs. The vacuolation and disorganization of the tapetal cytoplasm suggest a functional breakdown before the microspores maturation. The tapetal development in the fertile anthers (figs. 1-5) follows a rather regular pattern. Comparatively there is more variation in the development of the sterile anthers, as noted by WELZEL (1954) and MARREWIJK (1968) in *Petunia*.

WELZEL (1954) suggests that two groups of factors are responsible for pollen sterility in *Petunia*: Mutations among the « pollen » genes interfere with the haplophase, whereas mutations among the « tapetal » genes induce malfunctioning of the tapetum as trophic tissue during microsporogenesis. Thus he considers that there is a close relationship between the abnormal tapetal behavior and the irregular haplophase in causing pollen sterility. The present results also suggest a similar conclusion.

Received for publication in June 1974.

ACKNOWLEDGEMENTS

The author is grateful to Drs. H. DULIEU and M. A. DALEBROUX for their valuable suggestions in discussing the manuscript. He is thankful to Drs. P. DOMMERGUES and A. CORNU for their critical reading of the manuscript.

RÉSUMÉ

STÉRILITÉ POLLINIQUE INDUITE DANS LE PETUNIA. MODALITÉS HÉRÉDITAIRES ET COMPORTEMENT DU TAPIS

L'étude réalisée porte sur les caractéristiques de différents mutants pour la stérilité pollinique induits chez *Petunia hybrida* HORT. Les zygotes hybrides F_1 (TL-h₁ ♀ × Sf-1a ♂) ont été traités par une solution à 0,2 p. 100 de méthane sulfonate d'éthyle et par le rayonnement gamma du ⁶⁰Co à une dose de 0,75 kR. Les plantes stériles ont été observées directement sur la population M_1 . Chez certains mutants choisis en M_1 , le mode d'hérédité de la stérilité en F_2 et en croisement en retour a montré que des mutations pour la stérilité pollinique avaient été induites. Il n'a pas encore été précisé si les mutations sont récessives ou dominantes, mais il est montré qu'elles agissent par l'intermédiaire de tissus sporophytiques.

Quatre plantes M_1 , fortement stériles, ont montré le même comportement histologique anormal du tapis. Le tapis des anthères stériles est plus épais, plus vacuolisé et persiste jusqu'à un stade plus avancé que celui des anthères fertiles. Il est suggéré que (i) la persistance du tapis au-delà d'un certain stade bloque le processus trophique requis pour un développement normal des microspores et que (ii) la cause de l'avortement pollinique est sporophytique, même dans les cas où l'on n'a pas observé de transmission héréditaire de la stérilité.

REFERENCES

- ALEXANDER M. P., 1969. Differential staining of aborted and non-aborted pollen. *Stain Technol.*, **44** (3), 117-122.
- CORNU A., 1970. *Recherches sur l'induction et utilisation de mutations somatiques chez le Petunia hybrida* HORT. Thèse C. N. R. S. No. 4667.
- CORNU A., DOMMERGUES P., 1974. Analyse génétique des modifications induites aux loci liés A-R du Pétunia. *Polyploidy and Induced Mutations in Plant Breeding*, IAEA-PL-503, Vienna, 63-73.
- DUBEY D. K., SINGH S. P., 1965. Mechanism of pollen abortion in three male sterile lines of Flax. *Crop Sci.*, **5**, 121-124.
- EHRENBERG L., LUNDQVIST U., OSTERMAN S., SPARRMAN B., 1966. On the mutation action of alkane-sulfonic esters in Barley. *Hereditas*, **56**, 277-305.
- EKBERG I., 1969. Different types of sterility induced in Barley by ionizing radiations and chemical mutagens. *Hereditas*, **63**, 257-278.
- ERICHSEN A. W., ROSS J. G., 1963. Inheritance of colchicine-induced male sterility in Sorghum. *Crop Sci.*, **3**, 335-338.
- ERICHSEN A. W., ROSS J. G., 1963. Irregularities at microsporogenesis in colchicine-induced male sterile mutant in *Sorghum vulgare* PERS. *Crop Sci.*, **3**, 481-483.
- GAUL H., 1964. Mutations in plant breeding. *Rad. Bot.*, **4**, 155-232.
- MARREWIK G. A. van, 1968. Plasmatische mannelijke steriliteit en fertiliteitsherstel bij de Petunia. *Meded. Landbouwhogeschool, Wageningen*, **68** (16), 129 pp.
- NOVÁK F. J., 1971-1972. Mechanism of pollen abortion in male sterile *Capsicum annuum* L. *Ann. Fac. Sci. agr. Univ. Stud. Torino*, **7**, 239-248.
- OVERMAN M. A., WARMKE H. E., 1972. Cytoplasmic male sterility in Sorghum. II. Tapetal behavior in fertile and sterile anthers. *J. Hered.*, **63** (5), 104-108.
- SINGH I. S., 1974. Genetic analysis of pollen fertility in two lines of Petunia. *Ann. Amélior. Plantes*, **24** (2), 159-167.
- SINGH S. P., HADLEY H. H., 1961. Pollen abortion in cytoplasmic male sterile Sorghum. *Crop Sci.*, **1**, 430-432.
- WELZEL G., 1954. Entwicklungsgeschichtlich-genetische untersuchungen an pollensterilen mutanten von Petunia. *Z. Indukt. Abstamm. Vererb. Lehre*, **86**, 35-53.
- ZENKTELER M., 1962. Microsporogenesis and tapetal development in normal and male sterile Carrots (*Daucus carota*). *Am. J. Bot.*, **49**, 341-348.

PLATE I

Six stages of the development of fertile anthers of Petunia
(cross-sections $\times 637$)

FIGS. 1 and 2

Early stages of the differentiation of parietal cells and sporogenous tissues.

FIGS. 3 and 4

Differentiation of the tapetal cells and prophase.

FIG. 5

Normal tetrads and beginning of the tapetum degeneration.

FIG. 6

Degenerated tapetum cells after meiosis, and developing pollen grains.

PLANCHE I

Six stades du développement des anthères fertiles du Pétunia
(sections transversales $\times 637$)

FIG. 1 et 2

Stades précoces de la différenciation des cellules pariétales et des tissus sporogènes.

FIG. 3 et 4

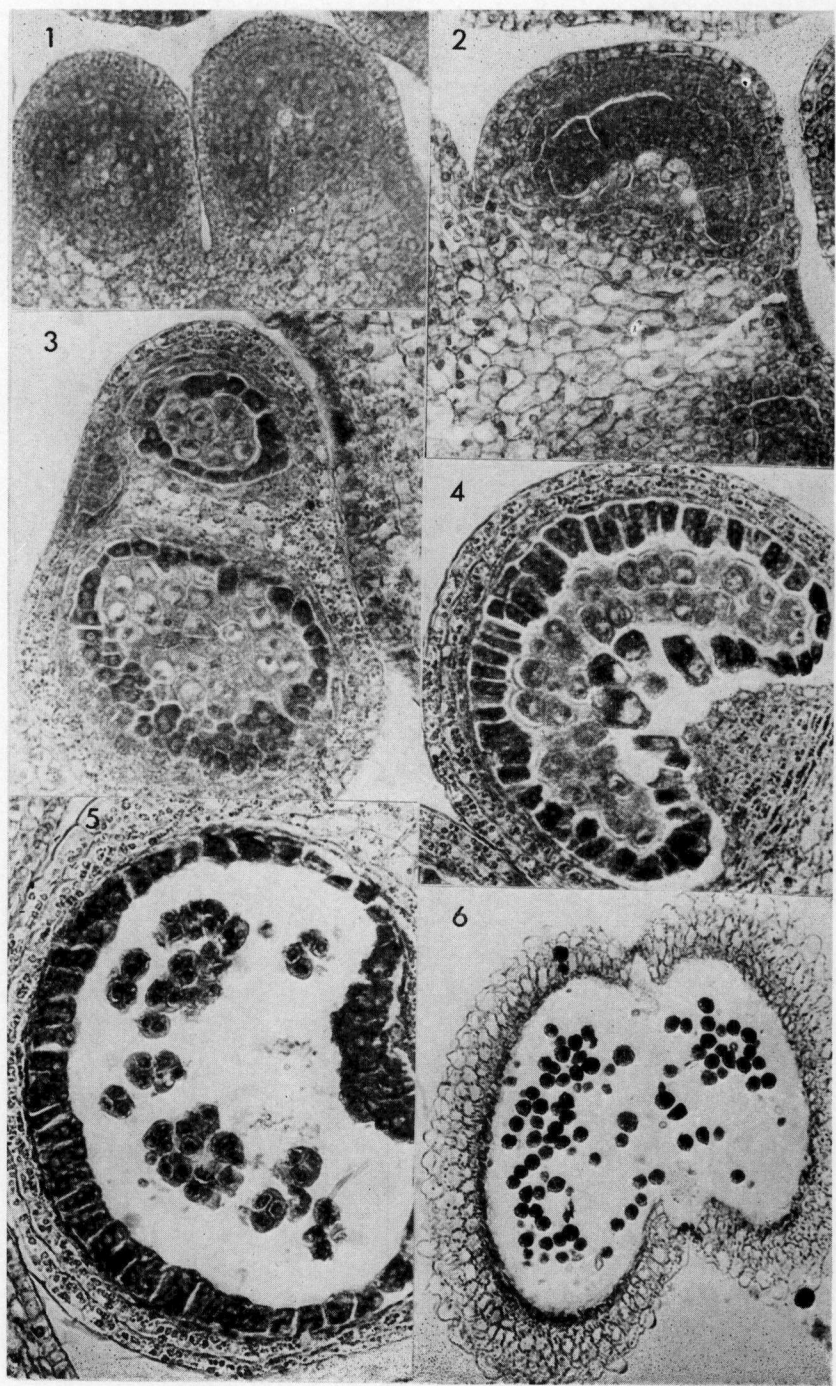
Différenciation des cellules du tapis et prophase.

FIG. 5

Tétrades et début de la dégénérescence du tapis.

FIG. 6

Cellules dégénérées du tapis et développement des grains de pollen.



Indra Sen SINGH

PLATE II

*Six stages of the development of sterile anthers
of a Petunia mutant, 1694E
(cross-sections $\times 525$)*

FIG. 7

Differentiation of the parietal cells and sporogenous tissues (similar to control, figures 1 and 2).

FIGS. 8 and 9

Differentiation of the tapetal cells and prophase (larger tapetal cells).

FIG. 10

Marked abnormal overgrowth of the tapetal cells and abortion of the meiotic cells (dyads, tetrads and unreduced cells).

FIGS. 11 and 12

Persistence and vacuolization of the tapetal cells, and aborted microspores.

PLANCHE II

*Six stades dans le développement des anthères stériles
du mutant 1694E du Pétunia
(sections transversales $\times 525$)*

FIG. 7

Différenciation des cellules pariétales et des tissus sporogènes (semblable au témoin, figures 1 et 2).

FIG. 8 et 9

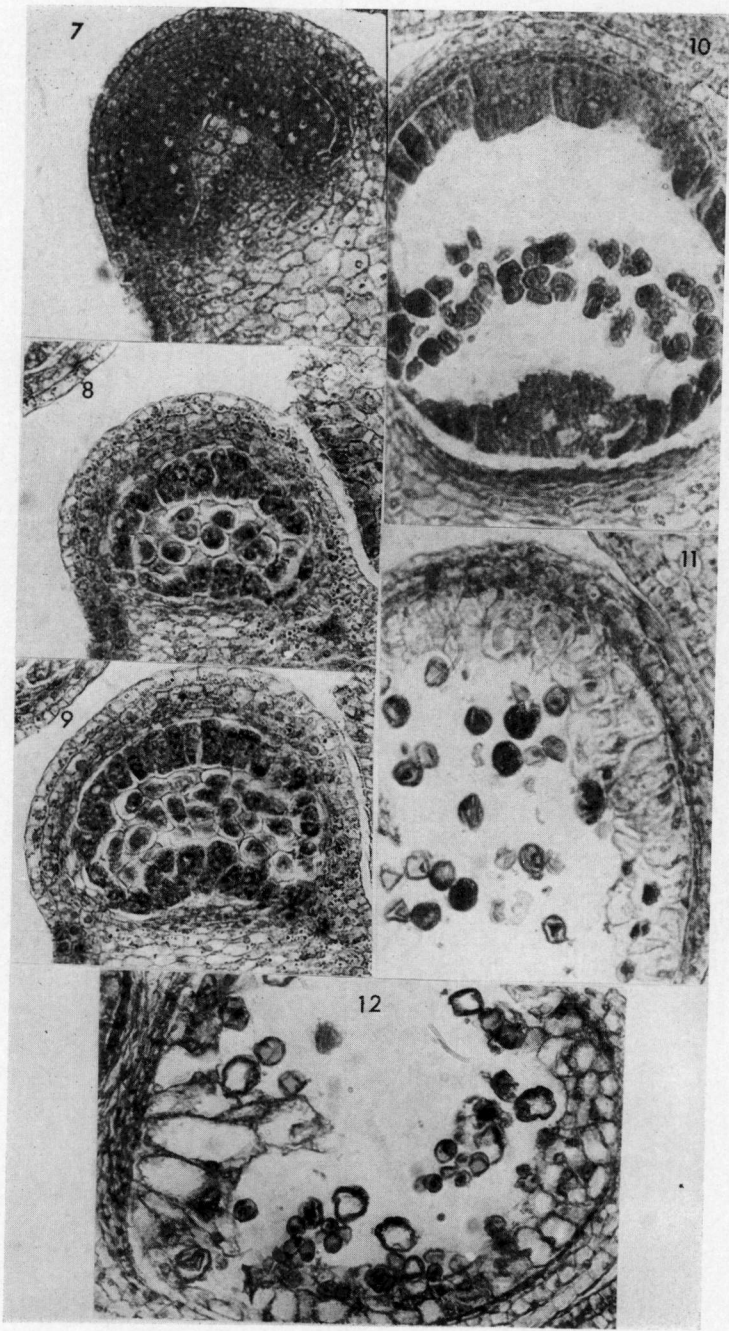
Différenciation des cellules du tapis et prophase (cellules du tapis plus volumineuses).

FIG. 10

Malformations des cellules tapétales et avortement des cellules meiotiques (dyades, tétrades, cellules non réduites).

FIG. 11 et 12

Persistence et vacuolisation des cellules du tapis et avortement des microspores.



ANALYSE DU MODE D'ACTION DE PORTE-GREFFES VIGOUREUX : CAS DES HYBRIDES AMANDIER $\times$ PÊCHER, PORTE-GREFFES DU PÊCHER

R. BERNHARD et E. GERMAIN

*Station de Recherches d'Arboriculture fruitière,
Centre de Recherches de Bordeaux, I. N. R. A.,
33140 Pont de la Maye*

RÉSUMÉ

Le surcroît de développement conféré au greffon Pêcher par des porte-greffes très vigoureux à croissance rapide (hybrides Amandier $\times$ Pêcher) varie selon les techniques utilisées en pépinière ou pour la réalisation du verger.

Les différences observées peuvent s'expliquer par une double action du porte-greffe :

- un effet « génétique intrinsèque » relativement fixe ;
- un effet de « stimulation foliaire » d'importance variable, car proportionnel à la durée de persistance de son feuillage avant le greffage.

Par rapport au porte-greffe témoin Pêcher « GF 305 », l'hybride Pêcher $\times$ Amandier « GF 677 » confère au greffon pêcher « Nectared 6 » un accroissement de développement de la section du tronc de 40 à 83 p. 100.

Cette vigueur accrue est la résultante d'un effet « génétique intrinsèque » de l'ordre de 40 p. 100, et d'un effet de « stimulation foliaire » variant de 0 à 43 p. 100, selon les techniques utilisées. Ce dernier effet semble aussi permanent que l'effet « génétique intrinsèque ».

La mise en évidence de ces deux modes d'expression de la vigueur induite par un porte-greffe peut conduire à des applications agronomiques et à perfectionner les méthodes de sélection et d'expérimentation des porte-greffes.

I. — INTRODUCTION

— En Arboriculture fruitière, la vigueur d'un cultivar greffé peut être modifiée de façon parfois importante par la nature du porte-greffe utilisé. Par rapport au développement d'une variété fruitière plantée sur son propre système racinaire,

il est ainsi possible de distinguer des porte-greffes « nanisants » et des porte-greffes « vigorisants » (ce terme a été préféré à celui de vigoureux, car un porte-greffe vigoureux, lorsqu'il n'est pas greffé, n'est pas toujours vigorisant pour la variété greffon).

D'assez nombreux auteurs ont étudié l'effet des porte-greffes « nanisants ». Peu de travaux, par contre, ont été réalisés sur les porte-greffes « vigorisants ». Nous vous proposons d'analyser le mode d'action de ces derniers en nous limitant au genre *Prunus*.

— Nos travaux de sélection nous ont amenés depuis plus de 20 ans à réaliser différents essais de porte-greffes mettant en comparaison des semis de pêcheurs (généralement la lignée GF 305) avec deux hybrides Amandier × Pêcher vigoureux (clones « GF 557 » et « GF 677 »), se montrant « vigorisants » pour le pêcher greffon.

Dans ces essais, implantés dans la moitié sud de la France, les porte-greffes hybrides Amandier × Pêcher ont donné, par rapport au porte-greffe témoin Pêcher, un accroissement du développement exprimé en section de tronc variant de 10 à 100 p. 100.

En analysant ces différences de comportement en fonction du mode de réalisation pratique de ces essais, nous avons constaté :

1° que lorsque les plants étaient greffés en pépinière et transplantés au verger à l'état de scion d'un an, l'accroissement de développement était de 10 à 40 p. 100 ;

2° que lorsque les porte-greffes étaient plantés non greffés au verger et ensuite greffés sur place, cet accroissement de développement était compris entre 60 et 100 p. 100.

Les porte-greffes hybrides Amandier × Pêcher « vigorisants » présentent donc un comportement différent suivant l'âge auquel ils sont greffés et suivant le moment du greffage par rapport à leur plantation au verger.

— Pour expliquer ces différences, nous avons émis l'hypothèse qu'avec des porte-greffes « vigorisants » dont la croissance est plus rapide que celle des variétés greffons, l'on avait très probablement la sommation de deux effets :

a) Un effet « génétique intrinsèque » relativement fixe, dans la mesure où le sol ne constitue pas, par une de ses caractéristiques extrêmes, un facteur favorisant ou défavorisant tel ou tel porte-greffe.

Cet effet, particularité génétique du porte-greffe, apparaîtrait isolément lorsque l'on greffe la variété greffon sur des porte-greffes très jeunes dont le système racinaire est encore peu développé.

b) Un effet de « stimulation foliaire » renforçant l'effet « génétique intrinsèque » du porte-greffe. Cet effet, qui serait variable, dépendrait de l'âge du porte-greffe au moment du greffage et des conditions de transplantation de celui-ci (avant ou après greffage, intervalle de temps entre greffage et transplantation). Il serait lié à l'action stimulante qu'exerce le feuillage des porte-greffes à croissance rapide sur le développement de leur propre système racinaire ou sur celui d'autres systèmes racinaires plus faibles, ayant reçu par greffage le feuillage de ces porte-greffes à croissance rapide.

II. — MATÉRIEL, ET MÉTHODES

● Pour vérifier cette hypothèse déduite d'un regroupement d'observations rigoureuses, mais obtenues dans des conditions très variées, nous avons donc réalisé deux essais sur des parcelles contiguës au Centre de Recherches de Bordeaux.

Nous y avons mis en comparaison, d'une part un semis homogène de Pêcher de vigueur moyenne (lignée « GF 305 ») et d'autre part, l'hybride vigorisant Amandier $\times$ Pêcher « GF 677 », obtenu par bouturage herbacé.

■ Dans les deux cas, nous avons utilisé comme greffons un même clone de Nectarine, le cultivar « Nectared 6 ». L'ensemble de ce matériel végétal était de bon état sanitaire et provenait d'une même pépinière.

— *Le premier essai* avait pour buts de mettre en évidence l'accroissement « global » de développement induit par le porte-greffe hybride « vigorisant » Pêcher $\times$ Amandier « GF 677 », d'isoler son effet de « stimulation foliaire » et ainsi de montrer l'influence de la persistance plus ou moins grande de son feuillage sur le développement ultérieur de l'arbre.

Pour cet essai, le dispositif statistique choisi était un split plot avec 16 traitements et six répétitions par traitement, chaque parcelle élémentaire étant constituée par un arbre.

Les traitements suivants ont été comparés :

— des boutures d'un an de l'hybride Amandier $\times$ Pêcher « GF 677 » et des semis d'un an de Pêcher « GF 305 », plantés en verger et greffés avec le cultivar « Nectared 6 » courant août, la première, deuxième ou troisième saison de végétation suivant cette plantation ;

— des boutures d'un an de l'hybride Amandier $\times$ Pêcher « GF 677 » et des semis d'un an de Pêcher « GF 305 » ayant reçu, en août, l'année même de leur grossissement en pépinière, un écusson, soit de Pêcher $\times$ Amandier « GF 677 », soit de Pêcher « GF 305 ».

Dans ce cas, l'œil greffé n'avait pas encore évolué au moment de la plantation (œil dormant) ; ces associations ont été greffées ultérieurement en verger au mois d'août avec le cultivar de Pêcher « Nectared 6 », au cours de la première, deuxième, troisième saison de végétation suivant cette plantation. Avec cette méthode, nous avons obtenu entre le système racinaire et le cultivar greffon un « intermédiaire » soit de même nature, soit de nature différente du porte-greffe (fig. 1).

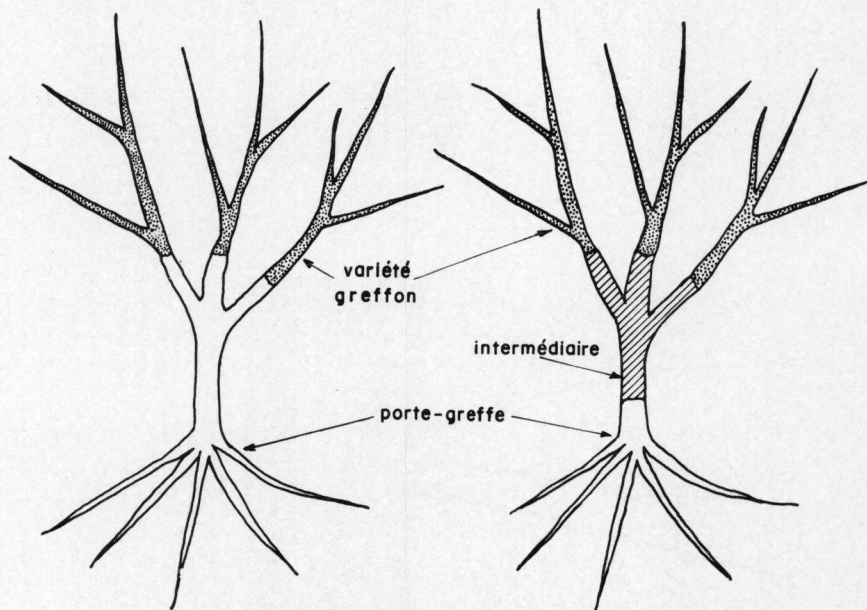
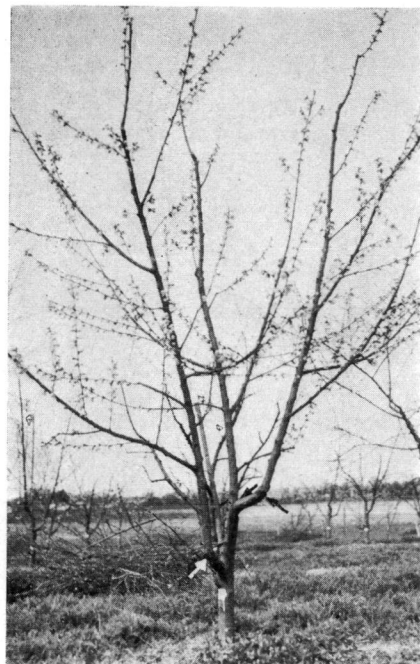
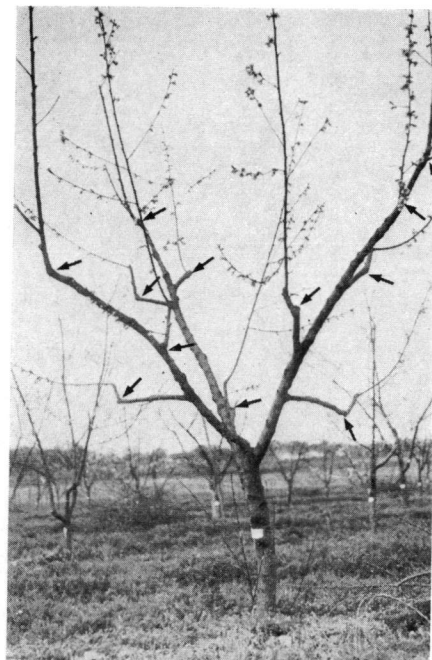


FIG. 1. — Arbres greffés « en place » six mois après plantation en verger

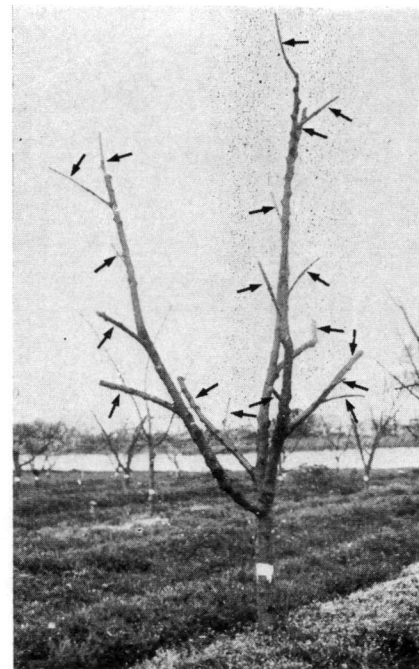
- à droite, arbre constitué avec un « intermédiaire » ;
- à gauche, arbre témoin, dont la variété a été directement greffée sur le porte-greffe.



2 a



2 b



2 c

FIG. 2. — Pêchers « Nectared 6 » greffés sur Pêcher « GF 305 »

Méthode de greffage du porte-greffe intervenant une saison, deux saisons ou trois saisons végétatives après sa plantation en verger (clichés pris simultanément au printemps 1968, les flèches indiquent les points de greffe).

- 2 a : Greffons de Pêcher « Nectared 6 » âgés de 2 ans après taille (greffage du porte-greffe Pêcher « GF 305 » six mois après sa plantation en verger).
- 2 b : Greffons de Pêcher « Nectared 6 » âgés de 1 an, après taille (greffage du porte-greffe Pêcher « GF 305 » un an et demi après sa plantation en verger).
- 2 c : Pêcher « GF 305 », après rabattage avec écusson de la variété de Pêcher « Nectared 6 » à l'état d'œil dormant (greffage du porte-greffe deux ans et demi après la plantation en verger).

— des semis de Pêcher « GF 305 » âgés de deux ans, greffés en août la première année de grossissement en pépinière, avec l'hybride Amandier $\times$ Pêcher « GF 677 » cet « intermédiaire » ayant été lui-même greffé au milieu de l'été, en deuxième année de pépinière, par du pêcher, cultivar « Nectared 6 ». Cette combinaison a été plantée au verger avec un an de retard par rapport aux autres traitements.

A la plantation, cette dernière série d'arbres était donc constituée d'un système racinaire vieux de deux ans (donc ayant le même âge que ceux des autres traitements), d'un intermédiaire de un an et d'un greffon constitué par un écusson à œil dormant.

Pour tous les greffages réalisés en août, la première, deuxième et troisième saison végétative suivant la plantation en verger, nous avons utilisé la technique d'écussonnage à œil dormant. Des précautions ont été prises pour que le greffage des porte-greffes ou des « intermédiaires » de plus en plus développés, ne provoque pas de mutilations d'importance croissante qui auraient pu fausser l'essai.

Nous avons donc utilisé un nombre de plus en plus grand de greffons au fur et à mesure que le greffage était différé par rapport à la plantation (fig. 2).

— *Ultérieurement, dans un deuxième essai*, nous avons essayé de mesurer d'une façon précise l'effet « génétique intrinsèque » que nous avons seulement calculé dans le premier essai par différence entre l'effet « total » d'accroissement de développement et l'effet de « stimulation foliaire ». Pour éliminer complètement ce dernier effet, nous avons greffé, avec le cultivar « Nectared 6 » des porte-greffes à un stade très jeune (greffes herbacées en juin) soit :

- pour le pêcher « GF 305 » des jeunes semis de 90 jours ;
- pour les hybrides Amandier $\times$ Pêcher « GF 677 » de très petites boutures obtenues sous brouillard artificiel à la fin de l'année précédente.

De plus, ces jeunes plants greffés subirent, lors de leur plantation en verger, l'hiver suivant, une ablation presque complète de toutes leurs racines.

Pour ce deuxième essai, nous avons adopté comme dispositif statistique l'essai couple, avec 10 répétitions d'un arbre pour chacun des deux traitements.

Pour les deux essais, les observations ont porté sur le développement des arbres (mesures annuelles des circonférences de tronc à 20 cm au-dessus du sol) et, pour le premier essai, sur la récolte.

III. — RÉSULTATS ET DISCUSSION

A. — *Mise en évidence de l'effet total d'accroissement de vigueur provoqué par le porte-greffe « vigorisant »* *Amandier $\times$ Pêcher « GF 677 »*

Comparons d'abord le développement acquis par les pêchers « Nectared 6 » greffés directement en verger sur Pêcher « GF 305 » et hybride Amandier $\times$ Pêcher « GF 677 ». Ces différences de développement sont exprimées par rapport aux arbres pouvant être considérés comme témoin, à savoir : le pêcher « Nectared 6 » greffé sur semis de pêcher « GF 305 », après que ce dernier ait végété en verger six mois avec son feuillage (sa section de tronc étant exprimée par le coefficient 100) (tabl. 1).

Dans ce cas, qui correspond à un essai porte-greffes simple, où le greffage réalisé en verger a été plus ou moins retardé, on constate :

- a) un développement plus important des pêchers « Nectared 6 » greffés sur le porte-greffe « vigorisant » hybride Amandier $\times$ Pêcher « GF 677 » ;
- b) qu'en retardant d'une saison le greffage variétal sur le porte-greffe « vigorisant » hybride Amandier $\times$ Pêcher « GF 677 », on accroît beaucoup le développement des arbres — coefficient moyen 181 au lieu de 123 —. La persistance plus longue du feuillage de ce porte-greffe a eu comme conséquence d'accroître le développement du pêcher greffon ;

c) qu'au contraire, avec le porte-greffe Pêcher « GF 305 », de vigueur normale, la persistance plus ou moins longue du feuillage n'a eu aucune conséquence significative sur le développement de la partie aérienne de l'arbre (coefficients moyens 100, 95, 100).

Dans cet essai, nous observons la sommation de l'effet « génétique intrinsèque » du porte-greffe « vigorisant » et de son effet particulier variable de « stimulation foliaire », d'autant plus important que le greffage en verger est retardé ⁽¹⁾.

TABLEAU I

Comparaison du développement de pêchers « Nectared 6 » greffés sur Pêcher « GF 305 » ou hybride Amandier × Pêcher « GF 677 ». Influence de la nature et de la durée de persistance, avant greffage, du feuillage des porte-greffes plantés directement en verger

Porte-greffes Système racinaire	Persistance du feuillage du p.g. après plantation au verger et avant greffage	Mois et année de greffage	Variété Partie aérienne définitive	Nombre d'arbres	Développement des arbres		
					Syst. radic. 8 ans		Coeff. moyen de 1969 à 1971
					Section moyenne du tronc (cm ²) en 1971	Coeff. 1971	
Amandier × Pêcher « GF 677 »	une saison végét.	8-1965	Pêcher « Nectared 6 »	6	148,6	126	123
Amandier × Pêcher « GF 677 »	deux saisons	8-1966	« Nectared 6 »	6	215,3	182	181
Pêcher « GF 305 »	une saison	8-1965	« Nectared 6 »	6	118,0	100	100
Pêcher « GF 305 »	deux saisons	8-1966	« Nectared 6 »	6	110,2	93	95
Pêcher « GF 305 »	trois saisons	8-1967	« Nectared 6 »	6	115,6	98	100

B. — Mise en évidence de l'effet variable de « stimulation foliaire »

Le tableau 2 donne les résultats d'une comparaison où l'influence de la persistance du feuillage (effet de « stimulation foliaire ») du porte-greffe « vigorisant » hybride Amandier × Pêcher « GF 677 » a été isolée.

En effet, dans cette comparaison, tous les arbres ont les mêmes racines (Pêcher « GF 305 »), et la même partie aérienne (variété « Nectared 6 »). Le seul élément différentiel est la nature du feuillage intermédiaire qui a précédé le greffage variétal, et la durée de sa persistance entre la plantation et le greffage.

Ce tableau met en évidence les faits suivants :

a) toutes conditions égales par ailleurs, l'intermédiaire Amandier × Pêcher permet d'obtenir des arbres nettement plus développés que l'intermédiaire Pêcher ;

⁽¹⁾ Les différences de vigueur obtenues sont de même importance que celles enregistrées dans deux essais antérieurs réalisés avec la variété « Redhaven » greffée en place sur hybride Amandier × Pêcher GF 557 » après une saison (coefficient 157), et deux saisons (coefficient 217). Témoin Pêcher « GF 305 » : 100.

TABLEAU 2

Comparaison du développement de pêchers « Nectared 6 » greffés sur racine de Pêcher « GF 305 » avec intermédiaire Pêcher « GF 305 » ou hybride Amandier × Pêcher « GF 677 ». Incidence de la nature et de la durée de persistance du feuillage intermédiaire

Traitements	Porte-greffes Système racinaire	Feuillage intermédiaire transitoire 1 ^{er} greffage août 64 en pépinière		Variété		Nombre d'arbres	Développement des arbres		
		Nature	Persistance du feuill. de l'intermédiaire après plantation et avant greffage au verger	Mois et année de greffage	Partie aérienne définitive		Système racinaire 8 ans		Coefficient moyen de 1969 à 1971
					Nature		Section moy. du tronc (cm ²) en 1971	Coefficient 1971	
A	Pêcher « GF 305 »	Amandier × Pêcher « GF 677 »	une saison végétative	8-1965	Pêcher « Nectared 6 »	6	128,7	123	124
	Pêcher « GF 305 »	Amandier × Pêcher « GF 677 »	deux saisons	8-1966	Pêcher « Nectared 6 »	6	137,1	131	138
	Pêcher « GF 305 »	Amandier × Pêcher « GF 677 »	trois saisons	8-1967	Pêcher « Nectared 6 »	6	147,3	141	143
B	Pêcher « GF 305 »	Pêcher « GF 305 »	une saison	8-1965	Pêcher « Nectared 6 »	6	104,3	100	100
	Pêcher « GF 305 »	Pêcher « GF 305 »	deux saisons	8-1966	Pêcher « Nectared 6 »	6	94,8	94	96
	Pêcher « GF 305 »	Pêcher « GF 305 »	trois saisons	8-1967	Pêcher « Nectared 6 »	6	102,0	98	100

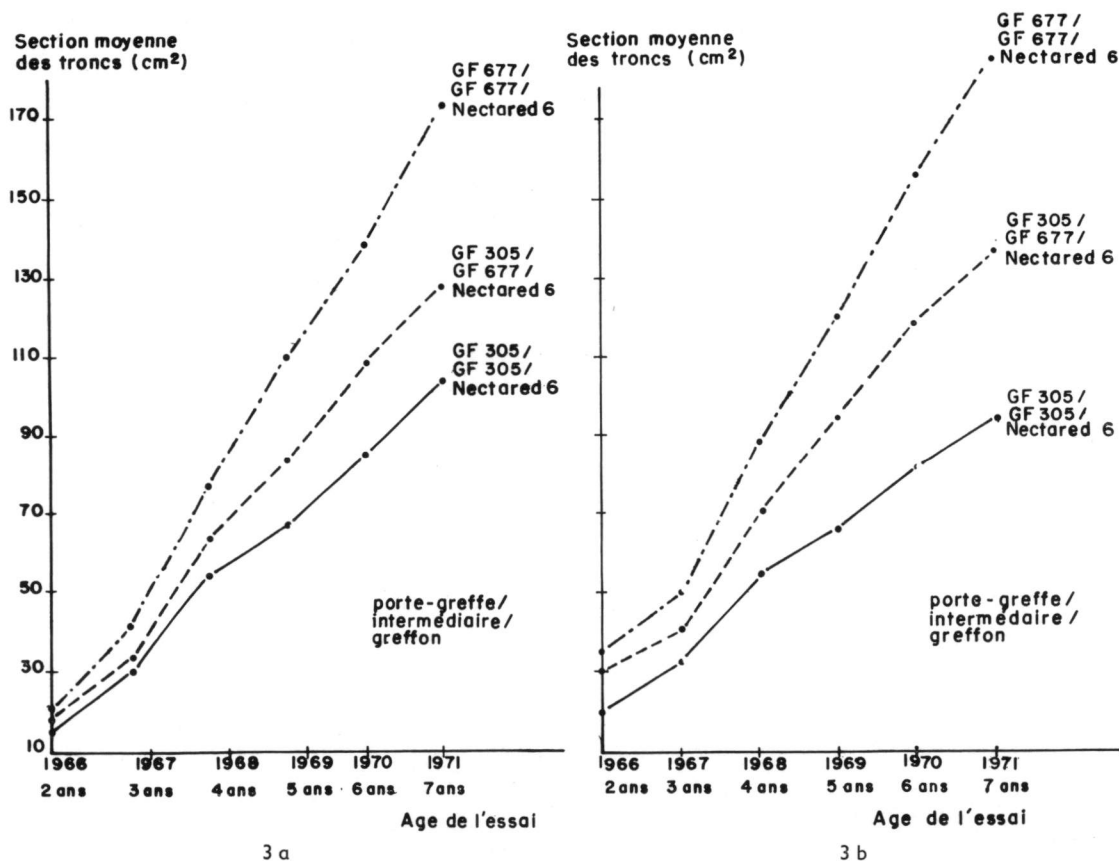


FIG. 3. — Courbes de croissance de pêchers « Nectared 6 » greffés « en place » au verger, six mois et un an et demi après la plantation de trois combinaisons porte-greffes

3 a : Persistance en verger du feuillage de l'intermédiaire : une saison végétative (greffage août 1965).

3 b : Persistance en verger du feuillage de l'intermédiaire : deux saisons végétatives (greffage août 1966).

b) le maintien du feuillage de l'intermédiaire Amandier × Pêcher pendant deux saisons produit un effet d'accroissement de vigueur plus marqué (38 p. 100) que pendant seulement une saison (24 p. 100) ;

c) quelle que soit la durée du maintien du feuillage d'un intermédiaire Pêcher « GF 305 » entre un semis de pêcher et la variété « Nectared 6 », on n'observe aucune différence significative de développement des arbres (100, 96, 100).

Des expériences d'arrachage soigné ont montré une relation pondérale stricte, caractéristique du milieu et non des composants de l'association porte-greffe — greffon, entre les parties aériennes et souterraines d'un arbre fruitier (ROGERS, VYVYAN).

Il apparaît que la nature du feuillage des espèces et variétés à croissance rapide provoque un surcroît de développement du système racinaire d'une espèce ou variété compatible à croissance plus lente.

Dans notre essai, la présence transitoire d'un feuillage hybride Amandier × Pêcher a stimulé le développement racinaire du Pêcher « GF 305 » et cela d'autant plus qu'il a été maintenu plus longtemps. Ce surcroît de développement du système racinaire entretient par la suite, pendant de nombreuses années et peut-être pendant toute la vie de l'arbre, un développement plus important de la partie aérienne du pêcher « Nectared 6 » (fig. 3).

Par contre, il n'existe pas d'effet de stimulation foliaire de l'intermédiaire Pêcher « GF 305 », car la vigueur de celui-ci est comparable à celle du cultivar « Nectared 6 » ainsi que l'ont démontré des essais préliminaires.

TABLEAU 3

Comparaison du développement de pêchers « Nectared 6 » greffés sur racines de Pêcher « GF 305 » avec intermédiaire « vigorisant » hybride Amandier × Pêcher « GF 677 » mais dont la plantation en verger a eu lieu avant ou après le greffage variétal

Traitements	Porte-greffe Système radiculaire	Feuillage intermédiaire transitoire (1 ^{er} greffage août 1964 en pépinière)			Variété partie aérienne 2 ^e greffage août 65	Nbre d'ar- bres	Développement des arbres		
		Nature	Persistance du feuillage de l'intermédiaire				Système racinaire 8 ans		Coeff. de 69 à 71
							Sect. moy. du tronc (cm ²) en 1971	Coeff. 1971	
1	Pêcher « GF 305 »	Amandier × Pêcher « GF 677 »		une saison	Pêcher « Nectared 6 »	6	128,7	123	124
2	Pêcher « GF 305 »	Pêcher « GF 305 »		une saison	« Nectared 6 »	6	104,3	100	100
3	Pêcher « GF 305 »	Amandier × Pêcher « GF 677 »		une saison	« Nectared 6 »	6	103,2	99	99

L'effet variable de « stimulation foliaire » de l'hybride « vigorisant » Amandier $\times$ Pêcher peut être complètement détruit si, au lieu de planter au verger des arbres avec écusson à œil dormant de l'intermédiaire Amandier $\times$ Pêcher « GF 677 », et de procéder en verger au deuxième greffage de la variété de Pêcher « Nectared 6 » l'été suivant, on laisse ces arbres un an en pépinière, et qu'on les transplante seulement l'année suivante avec des écussons dormants de « Nectared 6 » (tabl. 3, comparaison des traitements 2 et 3).

Dans le cas de cette transplantation retardée (traitement 3), la surcroissance des racines due à la présence du feuillage de l'intermédiaire vigoureux hybride Amandier $\times$ Pêcher « GF 677 » est supprimée du fait de la mutilation de ses racines au moment de l'arrachage en pépinière. Cette action de l'intermédiaire ne peut plus ensuite s'extérioriser puisqu'après plantation, le feuillage de la partie aérienne est uniquement constitué par celui de la variété de Pêcher « Nectared 6 ».

C. — *Mise en évidence de l'effet « génétique intrinsèque »*

— La comparaison des résultats consignés dans les tableaux 1 et 2, obtenus simultanément, et dans la même parcelle expérimentale, permet d'avancer que l'accroissement de vigueur, lié à l'effet « génétique intrinsèque » du porte-greffe est, dans ces conditions expérimentales, de l'ordre de 40 p. 100 (coefficient moyen $181 - 138 = 43$) pour les combinaisons où le feuillage de l'hybride Amandier $\times$ Pêcher a été conservé pendant deux ans sur racine Amandier $\times$ Pêcher (181) ou sur racine Pêcher « GF 305 » (138).

— Cet effet intrinsèque n'apparaît pas dans les combinaisons où le feuillage Amandier $\times$ Pêcher a été conservé seulement une saison (coefficients moyens 123 et 124) ; cela provient du fait que les arbres du tableau 1 n'ont subi qu'un seul greffage, tandis que ceux équivalents du tableau 2 ont été l'objet de deux greffages (greffage de l'intermédiaire, puis de la variété). Cette mutilation supplémentaire a, en effet, freiné le développement des arbres, surtout l'année suivant cette opération.

— Aussi, pour mieux analyser les deux effets du porte-greffe « vigorisant » hybride Amandier $\times$ Pêcher « GF 677 », nous avons réalisé en outre la combinaison racine Amandier $\times$ Pêcher, intermédiaire Amandier $\times$ Pêcher, dans laquelle, pour la rigueur de l'expérimentation, l'intermédiaire Amandier $\times$ Pêcher (bien que de même nature que la racine) a été réalisé par greffage (tabl. 4).

On constate que le développement des arbres augmente avec la durée de persistance du feuillage de l'intermédiaire Amandier $\times$ Pêcher « GF 677 ». Les différences entre 2 et 3 ans de persistance du feuillage de l'hybride « vigorisant » sont peu marquées, en raison des difficultés pratiques de réalisation sans mutilations excessives du greffage de la variété 3 ans après plantation.

Le développement de ces arbres (traitement C) peut être comparé à celui des pêchers « Nectared 6 », constitués par une racine de Pêcher « GF 305 » avec intermédiaires Pêcher « GF 305 » ou Amandier $\times$ Pêcher « GF 677 » (tabl. 2, traitements A ou B).

Dans les trois cas, il y a eu en effet deux greffages successifs à des dates identiques.

TABLEAU 4

Développement de pêchers « Nectared 6 » greffés sur racine d'hybride Amandier × Pêcher « GF 677 » avec intermédiaire constitué par ce même porte-greffe. Influence de la durée de persistance du feuillage de cet hybride « vigorisant » avant greffage au verger

Traitement	Porte-greffe Système radiculaire	Feuillage intermédiaire transitoire (1 ^{er} greffage août 64)		Variété Partie aérienne 2 ^e greffage		Nbre d'ar- bres	Développement des arbres		
		Nature	Persistance du feuillage interm. après plantation et avant greffage au verger	Année greff.	Nature		Syst. radic. 8 ans		Coeff moy. 1969- 1971
							Section moy. du tronc (cm ²) 1971	Coeff. 1971	
C	Amandier × Pêcher « GF 677 »	Amandier × Pêcher « GF 677 »	une saison végétative	1965	Pêcher « Necta- red 6 »	6	173,6	166	163
	Amandier × Pêcher « GF 677 »	Amandier × Pêcher « GF 677 »	deux saisons	1966	« Necta- red 6 »	6	188,0	180	181
	Amandier × Pêcher « GF 677 »	Amandier × Pêcher « GF 677 »	trois saisons	1967	« Necta- red 6 »	6	197,4	189	185

D. — *Mesure des différents effets du porte-greffe vigorisant
Amandier × Pêcher « GF 677 »*

1. En comparant la croissance des arbres du tableau 4 (traitement C) et de ceux de la partie B du tableau 2, on met en évidence l'effet « total » d'accroissement de vigueur du porte-greffe Amandier × Pêcher « GF 677 », effet variable avec la durée de persistance de son feuillage :

- pour un an de persistance de son feuillage, on constate 163 — 100 = 63 p. 100 de surcroît de développement du Pêcher « Nectared 6 ».
- pour deux ans — on constate 181 — 96 : 85 p. 100
- pour trois ans — on constate 185 — 100 : 85 p. 100

Ce dernier chiffre de 85 p. 100 est probablement inférieur à la réalité, l'opération de surgreffage la troisième année nécessitant des tailles importantes.

2. En comparant la croissance des arbres du Tableau 2 (partie A et B) nous avons mis en évidence l'effet variable de « stimulation foliaire » lié au feuillage transitoire Amandier × Pêcher.

- pour un an de persistance de ce feuillage, on a 124-100 = 24 p. 100 de surcroît de développement ;
- pour deux ans — on a 138-96 = 42 p. 100
- pour trois ans — on a 143-100 = 43 p. 100

Dans ce cas encore, le chiffre de 43 p. 100 est probablement inférieur à ce qu'on devrait obtenir à cause des difficultés du surgreffage en troisième année.

3. Si l'on retranche de l'effet « total » d'accroissement de vigueur du porte-greffe Amandier $\times$ Pêcher son effet variable de « stimulation foliaire » nous pouvons mettre en évidence l'effet « génétique intrinsèque » d'accroissement de vigueur du système racinaire Amandier $\times$ Pêcher (comparaison de la croissance des arbres du tableau 4, et de ceux de la partie A du tableau 2) :

— pour un an de persistance du feuillage,	on a 163-124 = 39 p. 100 de surcroît de développement du Pêcher « Nectared 6 ».
— pour deux ans —	on a 181-138 : 43 p. 100
— pour trois ans —	on a 185-143 : 42 p. 100

L'importance de cet effet du porte-greffe peut être quelque peu modifié par la nature de la variété et par le milieu sol si ce dernier est spécialement défavorable au porte-greffe. Cependant, il ne varie pas, quelle que soit la technique utilisée pour le greffage ou la transplantation.

E. — *Estimation expérimentale directe de l'effet « génétique intrinsèque »*

En prenant le porte-greffe Pêcher « GF 305 » comme témoin, nous venons de calculer, à partir des données de l'essai I, que l'effet génétique intrinsèque de l'hybride vigorisant Amandier $\times$ Pêcher « GF 677 » était de l'ordre de 40 p. 100.

Dans un deuxième essai, nous avons essayé de mettre cet effet directement en évidence expérimentalement, en réduisant au maximum l'effet de « stimulation foliaire » de l'hybride Amandier $\times$ Pêcher (greffage précoce des porte-greffes, ablation presque complète des racines au moment de la transplantation au verger ; voir chapitre « Matériel et Méthodes »).

Après trois saisons de végétation, la section moyenne des troncs des jeunes pêchers « Nectared 6 » était de 93 cm² (indice 100) pour le porte-greffe Pêcher « GF 305 », et de 148 cm² (indice 159) pour le porte-greffe Amandier $\times$ Pêcher « GF 677 ».

Dans cet essai, l'effet « génétique intrinsèque » d'accroissement de développement de la section du tronc — provoqué par le système racinaire GF 677 — est de 59 p. 100 ; cette estimation est probablement un peu trop forte en raison d'une légère avance de développement que présentaient les boutures de GF 677 réalisées sous brouillard au cours de l'été 1969, sur les jeunes semis de 90 jours de Pêcher « GF 305 » réalisés au printemps 1970. Les deux séries de porte-greffes ayant été greffées à œil poussant en juin 1970 ⁽¹⁾.

Il n'en reste pas moins que l'ordre de grandeur de cet effet « génétique intrinsèque » ainsi mis en évidence reste analogue à celui calculé précédemment par différence.

F. — *Étude de la production des arbres du premier essai*

Ces observations n'ont été réalisées que pendant trois ans, de la 4^e à la 6^e année suivant la plantation, cela en raison de la densité un peu excessive de la plantation.

⁽¹⁾ Le développement d'un jeune semis de Pêcher GF 305 et d'une bouture herbacée du même pêcher, réalisé à l'automne précédent, est assez comparable.

TABLEAU 5

Production des pêchers « Nectared 6 » réalisés suivant différentes techniques

Racine porte-greffe	Intermédiaire	Persist. en verger du feuillage porte-greffe ou intermédiaire Amandier × Pêcher	Date du greffage var. « Nectared 6 »	Poids de récolte (kg) et poids moyen du fruit (g)						Récolte totalisée (kg)	Indice de productivité
				4 ^e année 1968		5 ^e année 1969		6 ^e année 1970			Récolte : sect. tronc 1970
				kg	g	kg	g	kg	g		
Pêcher « GF 305 »	néant	néant	1965	26	116	26	93	18	128	70	0,71
Amandier × Pêcher « GF 677 »	néant	une saison végétative	1965	24	118	32	102	15	122	71	0,57
Pêcher « GF 305 »	Pêcher « GF 305 »	néant	1965	15	114	18	105	13	130	46	0,54
Pêcher « GF 305 »	A × P « GF 677 »	une saison	1965	19	118	29	87	9	120	57	0,52
Amandier × Pêcher « GF 677 »	A × P « GF 677 »	une saison	1965	26	123	30	111	8	128	64	0,46
Pêcher « GF 305 »	néant	néant	1966	5	120	17	102	13	120	35	0,36
Amandier × Pêcher « GF 677 »	néant	deux saisons	1966	9	132	30	112	20	125	59	0,32

Le tableau 5, dont les trois parties ne sont pas comparables entre elles, en raison du temps ou des techniques différentes nécessaires pour élaborer chaque groupe de combinaison, indique la production moyenne enregistrée trois années consécutives, la grosseur des fruits, et un indice de productivité exprimé par le rapport de la production totalisée à la section moyenne des troncs en fin d'expérimentation.

On constate, pour chaque série d'arbres comparables quant à leur élaboration, que lorsque l'hybride Amandier $\times$ Pêcher vigorisant a été utilisé, soit comme porte-greffe, soit comme intermédiaire, la production totalisée est supérieure ; ce qui est logique puisque les arbres sont alors plus développés.

Cependant, dans ce cas, l'indice de productivité est un peu plus faible sans qu'on puisse dire s'il s'agit d'un phénomène fondamental ou, simplement, de la conséquence d'un équilibre végétation-production non encore atteint par des jeunes arbres très vigoureux (une expérimentation plus longue d'arbres plantés à grande distance serait nécessaire pour éclaircir ce point).

L'étude du poids moyen des fruits ne permet pas de mettre en évidence des différences significatives en faveur du porte-greffe Amandier $\times$ Pêcher, on peut cependant affirmer que pour cette variété, ce porte-greffe ne diminue pas le calibre des fruits.

A noter que la date de récolte de cette variété n'a pas été retardée par ce porte-greffe « vigorisant ».

IV. — CONCLUSIONS

Ces essais apportent quelques informations sur les relations qui existent entre le système racinaire et le système foliaire chez les arbres fruitiers greffés sur des porte-greffes à croissance rapide considérés comme accroissant la vigueur de la variété-greffon.

— *Sur le plan physiologique*, et selon nos observations, la nature génétique du feuillage détermine l'importance du développement racinaire. Le remplacement par greffage d'un feuillage à type de croissance normal (Pêcher « GF 305 » ou « Nectared 6 ») par un feuillage à type de croissance rapide (Amandier $\times$ Pêcher) conduit à un surcroît de développement du système racinaire Pêcher. Ce dernier n'a pas été mesuré, mais il apparaît assez nettement à l'observation au moment de l'arrachage, ou par mesure du diamètre du tronc en dessous du point de greffe.

Si ce remplacement n'est que provisoire, et qu'un feuillage à type de croissance normal est remplacé (surgreffage) sur ce système racinaire surdéveloppé, on observe que le déséquilibre créé en sa faveur accroît le rythme de croissance de ce feuillage. La modification de ce rythme semble bien se maintenir longtemps, probablement toute la vie de l'arbre.

Ainsi, l'accroissement du développement provoqué par les porte-greffes « vigorisants » à croissance rapide, chez les arbres fruitiers à noyau est dû, pour une part non négligeable, à la persistance du feuillage du porte-greffe avant le greffage.

Cet effet, que nous avons appelé effet de « stimulation foliaire » est variable suivant la plus ou moins grande persistance de ce feuillage. Il s'y ajoute un effet « intrinsèque », conséquence de la nature même du système racinaire. Cette con-

ception permet d'expliquer des résultats apparemment anormaux rencontrés lors de nombreuses expérimentations de porte-greffes. Il nous semble qu'elle peut avoir une valeur assez générale, ayant constaté des phénomènes du même type avec les pruniers porte-greffes à croissance rapide (di- ou triploïdes) utilisés pour le Prunier domestique (à croissance plus lente).

— *Sur le plan de la sélection et de l'expérimentation des porte-greffes*, il apparaît clairement que les conditions d'élaboration des arbres greffés (époque et méthode de greffage, utilisation d'intermédiaires) et celles de la mise en place des arbres au verger (conditions et époques de transplantation, par rapport au greffage), influent beaucoup sur les performances que peuvent conférer les porte-greffes. L'expérimentateur doit donc préciser ces conditions et les homogénéiser au maximum.

— *Sur le plan agronomique*, la connaissance des relations que nous avons voulu mettre en évidence doit permettre diverses applications :

Favoriser au maximum le développement de l'arbre greffé sur un porte-greffe « vigorisant » (greffage en place au verger de ce porte-greffe, après avoir conservé son feuillage durant un laps de temps suffisant pour profiter de l'effet de « stimulation foliaire ». En fonction des contraintes techniques et économiques, il semble que, dans la plupart des cas, le greffage de ce porte-greffe devra intervenir au plus tard la deuxième année suivant sa plantation. Cette technique peut être principalement appliquée dans deux cas :

— le remplacement d'arbres manquants, dans un verger réalisé avec des scions d'un an greffés en pépinière ;

— l'implantation d'un verger dans des conditions difficiles, où l'obtention d'une vigueur maximum de l'association porte-greffe/greffon est nécessaire.

Obtenir une vigueur minimum à partir d'un porte-greffe très vigoureux, dont on veut utiliser d'autres caractéristiques : d'adaptation au sol, ou de résistance à divers accidents, comme la chlorose. Dans ce cas, il faudra greffer le porte-greffe à un stade très jeune et réaliser ensuite une transplantation accompagnée d'une taille des racines.

Les arboriculteurs qui s'intéresseraient, chez l'hybride Amandier $\times$ Pêcher, uniquement à la vigueur qu'il confère au Pêcher, et non à ses autres caractéristiques radiculaires, peuvent obtenir, en utilisant cet hybride comme intermédiaire entre un semis de Pêcher et la variété greffée (les deux greffages étant réalisés au verger) des arbres plus développés qu'en plantant des scions greffés en pépinière sur des plants racinés de ces hybrides.

Reçu pour publication en juin 1974.

SUMMARY

ANALYSIS OF THE EFFECTS OF VIGOROUS ROOTSTOCKS ILLUSTRATED BY THE CASE OF ALMOND $\times$ PEACH HYBRIDS AS PEACH ROOTSTOCKS

The increase of growth conferred to a peach-scion by very vigorous and fast growing rootstocks, as the almond $\times$ peach hybrids, is variable according to the techniques used in the nurseries or the ways of realising the orchards.

The differences observed may be explained by a double action of the rootstock ; in first an « intrinsic genetical effect » and in second a « leaf stimulation effect », the importance of which is variable because proportional to the maintenance of the leaves before grafting.

As compared with the peach rootstock « GF 305 », used as standard, the peach $\times$ almond hybrid « GF 677 » confers to the scion of the peach variety « Nectared 6 », an increase in the trunk section growth ranging from 40 to 83 p. 100.

This increased vigor is the result of an « intrinsic genetical effect » for about 40 p. 100 and of a « leaf stimulation effect » ranging from 0 to 43 p. 100, according to the techniques used. This last effect seems to be as permanent as the « intrinsic genetical effect ».

The obviousness of the ways by which vigor can be induced by a rootstock may lead to new agronomical practices as also to improve the breeding and experimentation methods used for selecting rootstocks.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- ROGERS W.S., VYVYAN M. C., 1927. The root systems of some ten-years old apple trees, on two different rootstocks and their relation to tree performance. *East Malling. Res. Sta. Ann. Rept.*, Suppl. II, 31-43.
- ROGERS W. S., VYVYAN M. C., 1934. Rootstock and soil effect on apple root systems. *J. Pomol. hort. Sci.*, **12**, 110-150.
- BERNHARD R., 1949. Le Pêcher $\times$ Amandier et son utilisation. *Rev. hort.*, n° 2164, 97-101.
- BERNHARD R., 1954. Le Pêcher $\times$ Amandier. *Journées fruitières et maraîchères d'Avignon*, 71-86.
- BERNHARD R., GRASSELLY Ch., 1958. Mise au point sur les porte-greffes du Pêcher. *Journées Fruitières de Montfort s/Argens* (Var), 10 p.
- GRASSELLY Ch., 1965. Les porte-greffes du Pêcher. Travaux de sélection. Possibilités d'application. *Journées fruitières et maraîchères d'Avignon*, 111-123.
-

MULTIPLICATION VÉGÉTATIVE DE *GLOXINIA HYBRIDA* A PARTIR D'ORGANES CULTIVÉS *IN VITRO*

Claude BIGOT

Laboratoire de Physiologie pluricellulaire, C. N. R. S.,
91190 Gif-sur-Yvette

École nationale supérieure d'Horticulture,
78000 Versailles

RÉSUMÉ

La culture de tissus ou d'organes constitue un moyen efficace pour améliorer la multiplication végétative intensive de plantes horticoles. Dans cette étude, une technique de multiplication *in vitro* d'une espèce de serre, *Gloxinia hybrida*, est rapportée. Parmi les divers organes mis en culture (tiges, pétioles, feuilles, pédoncules floraux, réceptacles, pièces florales), les pédoncules floraux (et les fragments foliaires à un moindre degré) ont produit aisément de nombreux bourgeons en présence d'une cytokinine, la 6-benzylaminopurine (1 ou 2 mg/l) associée à une auxine, l'acide naphthalène acétique (0,2 à 1 mg/l). Les bourgeons ainsi obtenus se sont enracinés facilement *in vitro* sous l'action de l'acide indolyl-acétique (0,5 mg/l) associé à la 6-benzylaminopurine (50 µg/l). Plusieurs équilibres minéraux (MURASHIGE et SKOOG, WHITE, LIN et STABA, KNOP) et d'autres hormones ont été essayés. Les bourgeons axillaires séparés des jeunes plantes se sont développés dans les mêmes conditions, ce qui accroît l'efficacité de la méthode. Les plantes enracinées *in vitro* ont continué leur croissance d'abord en Erlenmeyer sur de la vermiculite stérilisée, puis en godets, en serre, protégées par un film de polyéthylène. Elles fleurissent deux à trois mois après leur transfert en serre. Aucune différence morphologique n'a été observée par rapport aux plantes d'origine ; la tubérisation des plantes est normale après la floraison. Ce résultat constitue un nouvel exemple de la possibilité d'obtenir le développement complet d'une plante *in vitro* à partir d'organes différenciés en présence d'une association de cytokinine et d'auxine.

I. — INTRODUCTION

Le principe fondamental selon lequel la néoformation *in vitro* de bourgeons et de racines est dirigée par deux catégories de substances de croissance, cytokinines et auxines, données en rapport convenable dans le milieu de culture, a été établi

depuis plus de 20 ans à partir de la tige de Tabac par SKOOG et ses collaborateurs ; les résultats obtenus avec ce matériel végétal (SKOOG, 1971) ont été largement confirmés au cours des deux dernières décades par de nombreuses autres recherches avec des espèces très diverses, choisies en particulier dans le domaine extrêmement riche des plantes horticoles : DE LANGHE, DEBERGH et VAN RIJK (1974), DURAND, POTRYKUS et DONN (1973), FRIDBORG (1971), HARADA (1973), MARGARA (1969), PILLAI et HILDEBRANDT (1969), RAO, HANDRO et HARADA (1973), ZIV, HALEVY et SHILO (1970)... Remarquons qu'en agronomie, les cultures *in vitro* de méristèmes ont apporté des solutions heureuses : par exemple, guérison virale (pomme de terre, orchidées ; MOREL et MARTIN (1955) et MOREL (1960)), obtention de mériclone (orchidées : WIMBER, 1963), multiplication végétative industrielle (œillet, chrysanthème...).

Nous rapporterons ci-dessous quelques résultats concernant la néoformation de bourgeons et l'obtention de plantes fleurissantes à partir d'organes cultivés *in vitro* pour une espèce de serre remarquable, *Gloxinia hybrida multiflora* (Syn. *Sinnangia* NESS.). En dehors d'une courte note à propos de la multiplication à partir de feuilles (AFANASSIEVA, 1960), aucune autre étude récente n'a été effectuée à notre connaissance sur ce matériel.

II. — MATÉRIEL, ET MÉTHODES

Trois cultivars ont été essayés : le cultivar « Schweizerland » à fleurs rouges à bords festonnés blancs, un cultivar à fleurs entièrement blanches et un cultivar à fleurs entièrement rouges. Les plantes mères ont été élevées dans les superserres du Phytotron de Gif-sur-Yvette à la température de 24°C le jour et 17°C la nuit. Elles ont reçu un éclairage d'appoint pendant 16 heures (tubes fluorescents Philips blanc industrie de 40 W). Les différents organes (tiges, feuilles, pétioles, pédoncules floraux, sépales, réceptacles, étamines) ont été désinfectés par une suspension filtrée d'hypochlorite de calcium à 50 g/l pendant 15 à 20 minutes, rincés trois fois à l'eau stérile, après avoir été préalablement paraffinés à leur extrémité. Les feuilles jeunes ont été ensuite débitées en fragments de 1 cm² environ de surface, le long des nervures ; les entre-nœuds, les pétioles et les pédoncules floraux prélevés juste avant l'épanouissement des boutons ont été fractionnés en explantats de 1 cm de long. Ces fragments ont été placés horizontalement en tubes de culture pyrex de diamètre 26 mm et de longueur 160 mm, contenant 20 ml de milieu gélosé, à raison de une ou deux douzaines par série. La composition du milieu de culture a été celle de MURASHIGE et SKOOG (1962) pour les macroéléments, additionnés d'oligoéléments (1 ml par litre de milieu d'une solution contenant : MnSO₄, 4 H₂O (25 mg), BO₃H₃ (10 mg), ZnSO₄, 7 H₂O (10 mg), Na₂ MoO₄, 2 H₂O (250 mg), CuSO₄, 5 H₂O (25 mg), pour un litre d'eau distillée), d'acides aminés et de vitamines (1 ml par litre de milieu d'une solution contenant : glycine (2 mg), myo-inositol (100 mg), acide nicotinique (5 mg), pyridoxine HCl (500 µg), thiamine HCl (500 µg), acide folique (500 µg), biotine (20 µg) pour 20 ml d'eau distillée), de FeEDTA (5 ml par litre de milieu d'une solution obtenue en dissolvant 7,45 g de Na₂EDTA et 5,57 g de FeSO₄, 7 H₂O dans 1 litre d'eau distillée), de glutamine (100 mg), de saccharose (30 g) et de Bacto agar Difco (8 g) pour un litre d'eau distillée. Le pH a été ajusté à 5,5 avec de la soude normale. Les substances de croissance en solution dans l'eau distillée ont été ajoutées avant la stérilisation du milieu de culture (autoclavage à 120°C pendant 15 minutes). Les cultures ont été placées à la température de 25 à 27°C en lumière continue sous un éclairage d'environ 1 000 lux. Les observations ont été faites après 10 semaines de culture. Notons que les macroéléments de KNOP, de LIN et STABA et de WHITE ont été aussi essayés.

Abréviations : AIA, acide 3-indolyl-acétique ; AIB, acide indolbutyrique ; ANA, acide naphthalène acétique ; ANOA, acide naphtoxyacétique ; BAP, 6-benzylaminopurine ; 2,4-D, acide 2,4-dichlorophénoxyacétique ; IPA, isopentenyl-adénine ; K, kinétine ; SD, 6-benzyl-9-tétrahydropyrane-adénine.

TABLEAU I

Effets de quelques auxines sur la néoformation de bourgeons à partir de pédoncules floraux de Gloxinia, en présence d'une cytokinine, la benzylaminopurine
(Concentrations entre parenthèses données en mg/l ; macroéléments de MURASHIGE et SKOOG ; observation après 10 semaines de culture ;
signification des abréviations donnée en début de texte)

Substances de croissance	Nombre de cultures	Nombre de cultures avec bourgeons	Nombre de cultures avec racines	Observation après 10 semaines de culture
BAP (0,2) + ANA (0,2)	12	0	3	nécrose des explantats, sans formation de cal
BAP (0,2) + ANOA (0,2)	9	0	9	cals faibles en voie de développement
BAP (0,2) + AIB (0,2)	12	0	0	mortalité de tous les explantats, sans formation de cal
BAP (0,2) + ANA (1)	12	1	12	cals faibles en voie de développement
BAP (0,2) + ANOA (1)	20	0	20	cals vigoureux avec nombreuses racines fines
BAP (0,2) + AIB (1)	11	11	0	cals faibles - bourgeons assez vigoureux et nombreux
BAP (0,2) + 2,4-D (1)	10	0	0	cals faibles - mortalité rapide
BAP (1) + ANA (0,2)	54	52	0	cals peu vigoureux - bourgeons vigoureux
BAP (1) + ANOA (0,2)	12	3	12	cals faibles
BAP (1) + AIB (0,2)	24	3	0	nécrose des explantats, sans formation de cal
BAP (1) + ANA (1)	12	0	0	cals très faibles
BAP (1) + ANOA (1)	10	0	6	cals très faibles
BAP (1) + AIB (1)	12	12	0	cals très faibles - bourgeonnement peu actif - nécrose des explantats
BAP (2) + ANA (1)	12	12	0	cals assez vigoureux - bourgeonnement actif ; croissance très lente
BAP (2) + ANOA (1)	11	0	2	nécrose des explantats
BAP (2) + AIB (1)	9	3	0	nécrose des explantats
ANA (0,2)	12	0	0	nécrose des explantats
ANA (1)	12	0	0	nécrose des explantats
ANOA (0,2)	11	2	11	pas de cal ; rhizogenèse active - tendance à la nécrose
ANOA (1)	11	2	11	cals assez vigoureux - rhizogenèse active
AIB (0,2)	12	0	12	pas de cal - racines polarisées - nécrose des explantats
AIB (1)	12	0	12	pas de cal - racines polarisées - nécrose des explantats
2,4-D (1)	11	0	0	cals faibles
BAP (0,2)	12	0	0	survie des explantats sans organogenèse
BAP (1)	12	0	0	survie des explantats sans organogenèse
BAP (2)	12	0	0	mortalité des explantats
Témoin	24	0	0	mortalité des explantats

TABLEAU 2

Effets de quelques cytokinines sur la néoformation de bourgeons à partir de pédoncules floraux en présence d'une auxine, l'acide naphthalène acétique

(Concentrations entre parenthèses données en mg/l ; macroéléments de MURASHIGE et SKOOG ; observation après 10 semaines de culture ; signification des abréviations donnée en début de texte ; l'intervalle de confiance de la moyenne est donné pour la probabilité de 5 p. 100)

Substances de croissance	Nombre de cultures	Nombre de cultures avec bourgeons	Nombre moyen de bourgeons par culture	Nombre de cultures avec racines	Nombre moyen de racines par culture	Observations
BAP (1) + ANA (0,2)	11	11	$12,3 \pm 1,7$	0	0	Cals réduits – bourgeons vigoureux
K (1) + ANA (0,2)	12	11	$4 \pm 1,4$	12	5	Cals réduits – bourgeons faibles – racines initiées séparément
SD (1) + ANA (0,2)	12	12	9 ± 3	0	0	Cals réduits – bourgeons vigoureux
IPA (1) + ANA (0,2)	12	0	0	12	nombreuses	Cals réduits
BAP (2) + ANA (1)	12	9	$7,6 \pm 4,4$	8	2	Cals bien développés – bourgeons vigoureux, mais décolorés.
K (2) + ANA (1)	12	6	1,1	12	+ de 20	Cals bien développés
SD (2) + ANA (1)	12	8	$4,2 \pm 3,2$	5	1	Cals bien développés – bourgeons très faibles
IPA (2) + ANA (1)	12	10	$2 \pm 1,1$	12	nombreuses	Cals bien développés avec un très grand nombre de racines – bourgeons très faibles.

III. — RÉSULTATS

A. — *Néoformation de bourgeons*

Dans les conditions de l'expérience, on notera que le cultivar à fleurs blanches s'est maintenu plus difficilement en survie que les deux autres cultivars. Les résultats rapportés sont donc relatifs à ces deux derniers.

Parmi les organes mis en culture, les pédoncules floraux ont montré une plus grande aptitude à la néoformation de bourgeons et un grand nombre d'expériences ont été réalisées avec cette catégorie de matériel : on trouvera dans les tableaux 1, 2 et 3 les principaux résultats obtenus. Ce sont les équilibres constitués par BAP (1 mg/l) + ANA (0,2 mg/l) ou BAP (2 mg/l) + ANA (1 mg/l) qui se sont montrés les plus efficaces dans la production des bourgeons (10 à 25 par explantat) (fig. 1, 2) à partir d'un cal à développement lent. Le bourgeonnement a été aussi induit régulièrement mais moins intensément en présence d'une combinaison BAP (1 mg/l) + AIB (1 mg/l) ou BAP (0,2 mg/l) + AIB (1 mg/l). La croissance des ébauches, initiées après 8 semaines environ, a été considérablement stimulée après un transfert sur un milieu neuf, moins riche en substances de croissance (concentration divisée par 10), ou même dépourvu de substances de croissance. Dans les mêmes conditions, les fragments de feuilles, de tiges ou de pétioles ont réagi de la même manière, mais le nombre de bourgeons formés a été nettement moins élevé (2 à 4) (fig. 3). Parmi les cytokinines, c'est la BAP qui a donné les meilleurs résultats (tabl. 2). Enfin, en comparaison d'autres équilibres minéraux, ce sont les macro-éléments de MURASHIGE et SKOOG qui ont permis la meilleure survie des cultures et le développement d'un cal réduit en présence du même équilibre de substances de croissance (tabl. 3). Notons que des cals assez vigoureux portant des racines nombreuses et fines et quelquefois 1 ou 2 bourgeons ont été obtenus avec l'ANOA (1 mg/l) à partir de pédoncules floraux (fig. 4).

TABLEAU 3

*Effets de quelques équilibres minéraux sur la néoformation de bourgeons
à partir de pédoncules floraux de Gloxinia
en présence d'une cytokinine (6-benzylaminopurine, 1 mg/l)
et d'une auxine (acide naphthalène acétique, 0,2 mg/l) (observation après 10 semaines);
l'intervalle de confiance de la moyenne est donné pour la probabilité de 5 p. 100*

Macroéléments de	Nombre de cultures	Nombre de cultures avec bourgeons	Nombre moyen de bourgeons par culture	Présence d'un cal
MURASHIGE et SKOOG	12	12	12,3 ± 1,7	+
KNOP	12	10	3,1 ± 1,9	0
LIN et STABA	12	10	6,4 ± 2,5	0
WHITE	12	10	4 ± 2,5	0

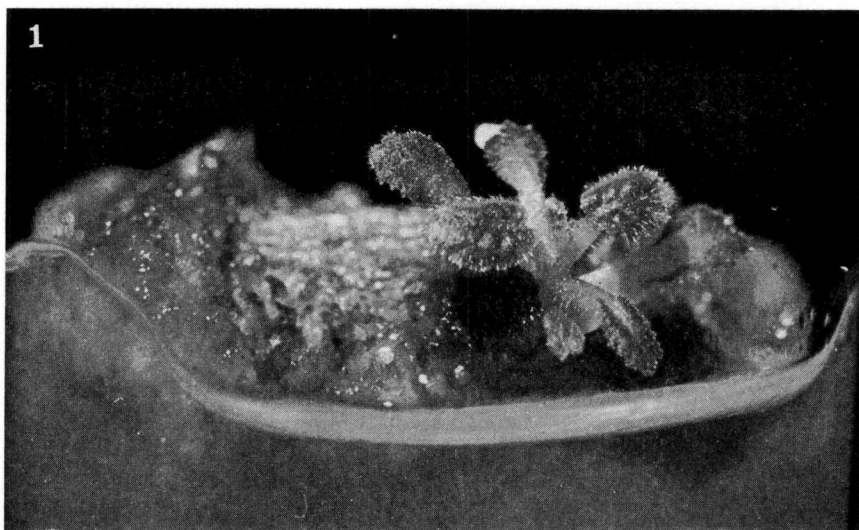


FIG. 1. — Formation de bourgeons à partir des pédoncules floraux de *Gloxinia hybrida* après 8 semaines de culture (conditions décrites dans le texte)

*Formation of buds from the floral peduncle of *Gloxinia hybrida* after 8 weeks in culture*

FIG. 2. — Développement des bourgeons après 11 semaines dans les mêmes conditions de culture

Bud development after 11 weeks

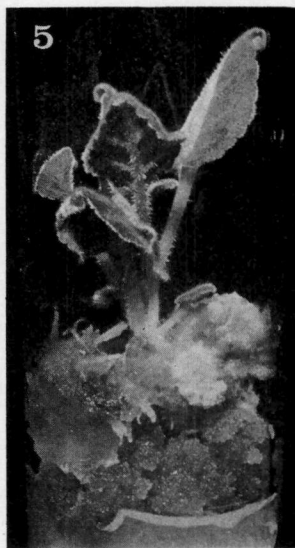
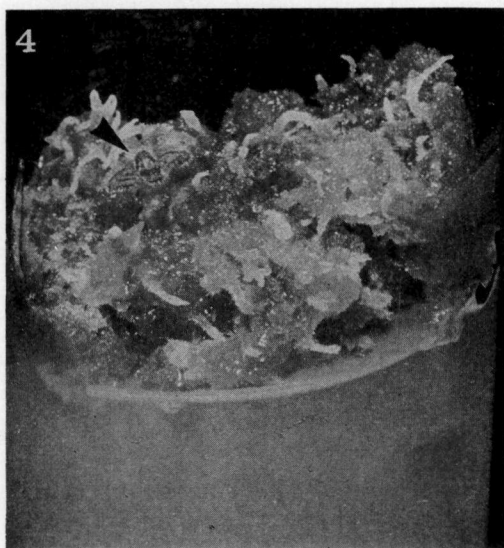
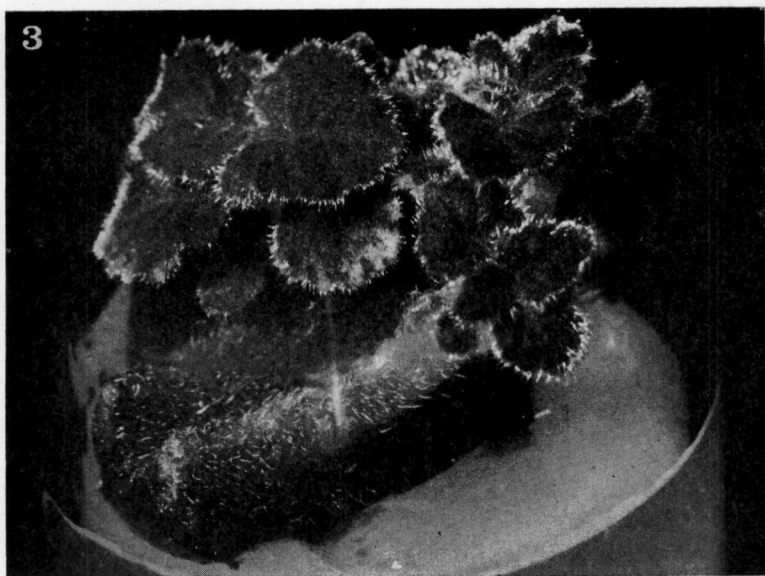


FIG. 3. — Bourgeonnement à partir de la nervure principale des feuilles après 8 semaines de culture
Budding from the midvein of leaves after 8 weeks

FIG. 4. — Formation de cal à partir des pédoncules floraux
en présence d'ANOA (1 mg/l) après 10 semaines

De nombreuses racines sont initiées et quelquefois des bourgeons (flèche)

Callus formation from floral peduncle after 8 weeks of culture in the presence of ANOA (1 mg/l)
Numerous roots and sometimes buds (arrow) are formed

FIG. 5. — Cal vigoureux produit à la base des bourgeons
après transfert sur un milieu contenant ANOA (1 mg/l) + BAP (50 µg/l) (4 à 6 semaines)

Vigorous callus produced at the base of young stems
after transfer onto medium containing ANOA (1 mg/l) + BAP (50 µg/l) (4 to 6 weeks)

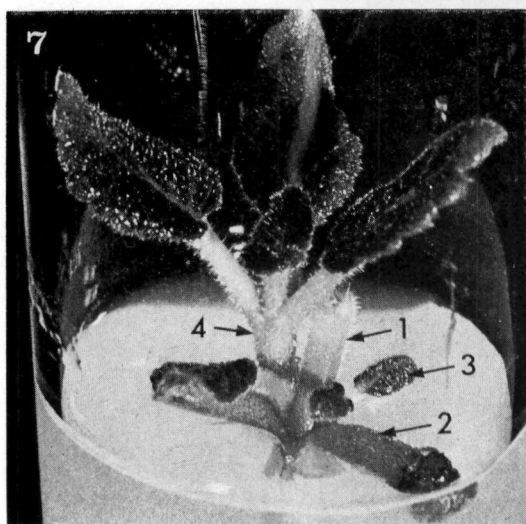
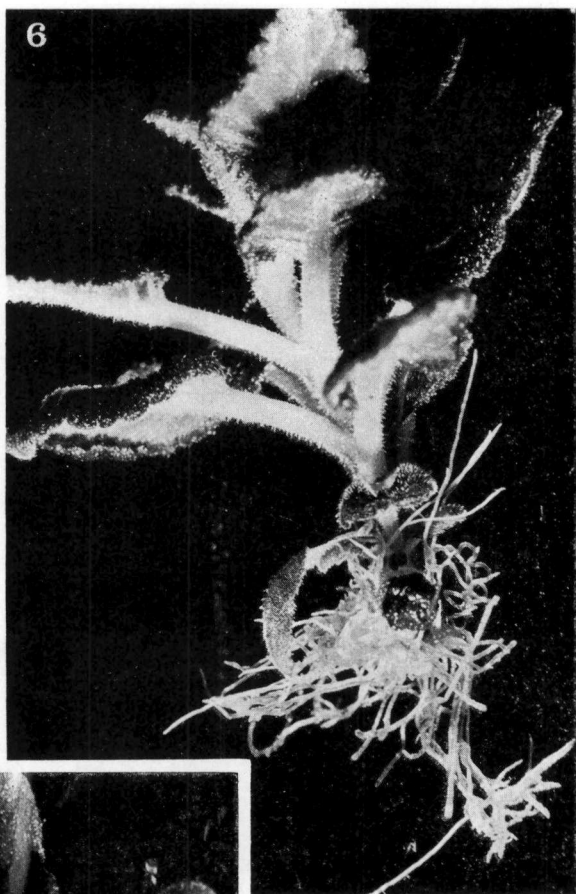


FIG. 6. — Enracinement des bourgeons en présence d'AIA (0,5 mg/l) + BAP (25 à 50 μ g/l) après 6 semaines

Rooting of buds with AIA (0,5 mg/l) + BAP (25 to 50 μ g/l) after 6 weeks

FIG. 7. — Culture des nœuds prélevés sur les jeunes plantes en présence de BAP (50 μ g/l) + ANA (50 μ g/l)

(1 : tige de la bouture ; 2 : pétiole ; 3 : bourgeon axillaire inhibé ; 4 : bourgeon axillaire dominant)

Culture of a node taken from a young plant in the presence of BAP (50 μ g/l) + ANA (50 μ g/l)

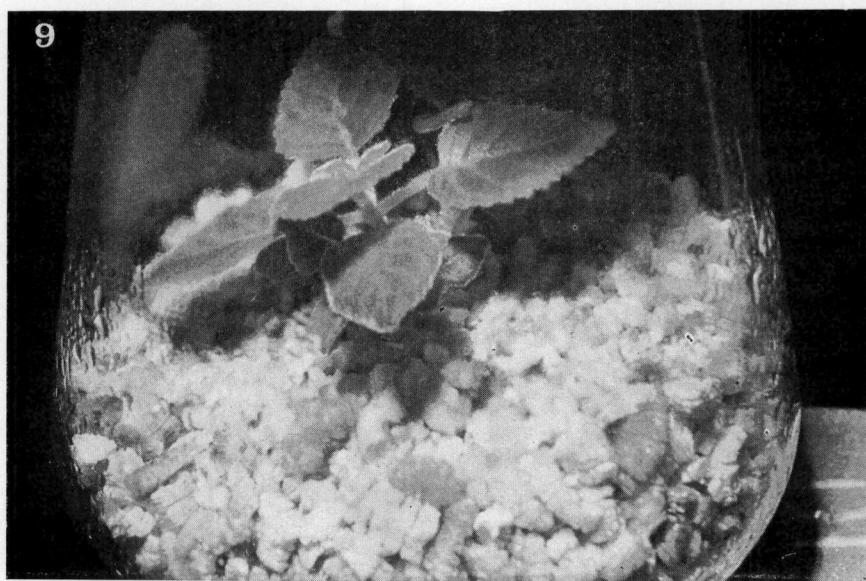
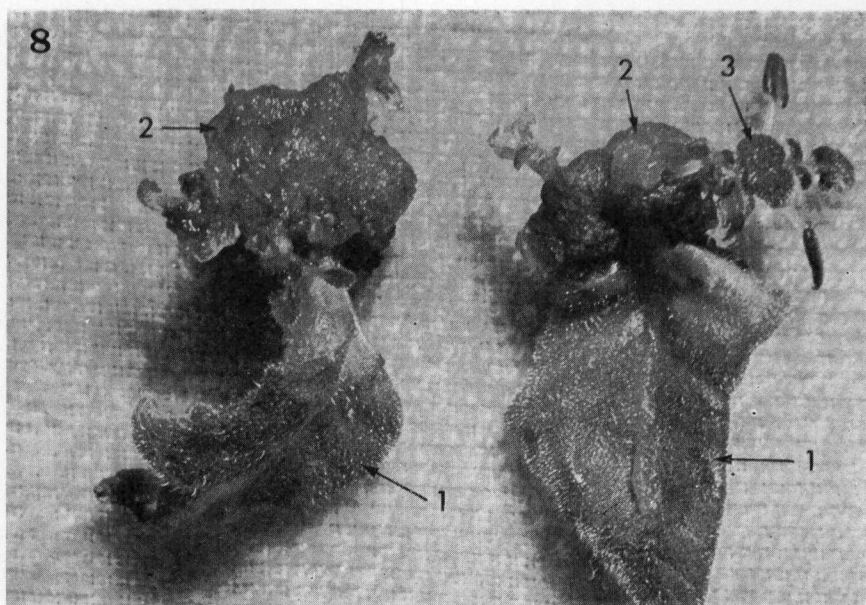


FIG. 8. — Culture de feuilles des jeunes plantes en présence de BAP (1 mg/l) + ANA (0,2 mg/l)
(1 : feuilles mises en culture ; 2 : cals développés dans la région pétiole ;
3 : bourgeons néoformés sur le cal)

Culture of leaves taken from a young plant in the presence of BAP (1 mg/l) + ANA (0,2 mg/l)
(1 : leaves ; 2 : callus ; 3 : buds from the callus)

FIG. 9. — Jeune plante enracinée en Erlenmeyer sur un substrat de vermiculite
en présence de la solution nutritive du Phytotron de Gif-sur-Yvette

*Young plant rooted in Erlenmeyer flask in vermiculite in the presence
of nutritional solution of the Phytotron (Gif-sur-Yvette)*

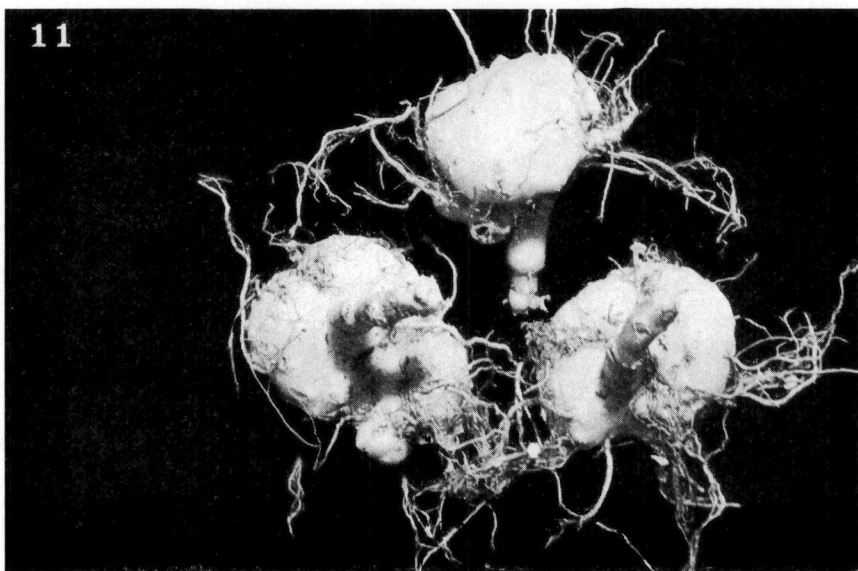


FIG. 10. — Épanouissement des fleurs en serre
(6 mois après la mise en culture de l'explantat)

Flowering in the glasshouse
(six months after beginning of the experiment)

FIG. 11. — Formation de tubercules à la fin du cycle de floraison

Tuber formation after flowering

B. — *Enracinement des bourgeons*

Les bourgeons prélevés sur les cultures se sont enracinés facilement sur un milieu de base de composition identique contenant : AIA à la concentration de 0,5 mg/l associé à BAP à la concentration de 50 µg/l (fig. 6). L'AIA seul a provoqué un allongement exagéré des entre-nœuds, ce qui a été nuisible par la suite à la reprise des plantes en serre. L'ANOA a stimulé la formation d'un cal important au niveau de la section (fig. 5), à partir duquel on a pu obtenir d'ailleurs une nouvelle formation de bourgeons. Rappelons que l'ANOA a été favorable à la formation d'embryons somatiques dans le cas des tissus de pétiole de Carotte (NORREEL et NITSCH, 1968). Toutefois, ceci n'a pas été vérifié pour le *Gloxinia*. L'ANA et l'AIB se sont montrés peu stimulateurs de la rhizogenèse et le plus souvent toxiques, même à faible concentration (0,1 mg/l). Remarquons que les bourgeons axillaires des jeunes plantes ainsi obtenus ont pu être bouturés dans les mêmes conditions ce qui accroît considérablement l'efficacité de cette méthode de multiplication (fig. 7). Notons enfin que les feuilles de ces jeunes plantes en présence des équilibres hormonaux favorables à la caulogénèse, ont formé *in vitro*, au niveau du pétiole, un cal assez développé portant de nombreux bourgeons (fig. 8).

C. — *Passage en serre des jeunes plantes*

Le passage en serre de jeunes plantes élevées en tube sur milieu gélosé est toujours une opération délicate. Il en a été de même pour le *Gloxinia*. Les meilleurs résultats ont été obtenus en transférant d'abord les plantes enracinées en Erlenmeyers de 500 ml sur un substrat stérilisé : vermiculite, en présence de la solution nutritive habituellement utilisée au Phytotron de Gif-sur-Yvette (fig. 9) ; dans ces conditions, les plantes ont poussé vigoureusement et ont produit de nombreuses racines. Pour ce premier transfert, le milieu gélosé a été moins favorable à l'enracinement et à la croissance. Après un mois, les plantes ont été repiquées en serre en godets de 8 cm de diamètre dans un mélange tourbe (2/3)-perlite (1/3) et arrosées deux fois par jour automatiquement avec la solution nutritive du Phytotron. Pendant les deux premières semaines, elles ont été protégées par une enveloppe de polyéthylène pour éviter la dessiccation : la reprise a été ainsi grandement facilitée et, dans le cas du *Gloxinia*, le pourcentage de réussite a été supérieur à 90 p. 100. Les plantes ont commencé à fleurir 2 à 3 mois après leur transfert (fig. 10). Notons que, sur un effectif pour l'instant réduit (50 plantes), aucune différence morphologique notable n'a été décelée par rapport aux plantes d'origine. Une seule plante présentait des fleurs plus petites. Pour le cultivar « Schweizerland », le nombre de fleurs par pied a varié de 10 à 25, pour le cultivar à fleurs rouges : de 40 à 100. Toutes les plantes ont tubérisé normalement à la fin du cycle de végétation (fig. 11).

IV. — CONCLUSION ET DISCUSSION

Les résultats exposés indiquent donc qu'il est possible de provoquer *in vitro* la néoformation de bourgeons à partir de divers organes végétatifs pour l'espèce *Gloxinia hybrida*. Ce sont les pédoncules floraux qui possèdent la plus grande apti-

tude pour cette production dans les conditions utilisées. Les plantes néoformées fleurissent en serre 6 mois après la mise en culture des explantats et ne semblent sujettes à aucune variation par rapport aux plantes-mères. Notons que la possibilité de bouturer dans les mêmes conditions les nœuds des jeunes plantes obtenues *in vitro* accroît considérablement l'efficacité de la méthode. On sait que la multiplication horticole du *Gloxinia* s'effectue par semis pour les races fixées. Dans les autres cas, le bouturage de tiges ou de feuilles par les procédés classiques est un processus lent et de faible rendement. Par les cultures *in vitro*, il serait ainsi possible, non seulement d'améliorer sensiblement la multiplication végétative, mais aussi d'accélérer la mise sur le marché de types nouveaux de cette remarquable espèce de serre. L'étude présentée constitue un nouvel exemple de la possibilité de produire des plantes viables à partir d'organes végétaux différenciés grâce à l'action conjuguée de cytokinines et d'auxines.

A l'occasion de cette note sur le bourgeonnement *in vitro* d'une espèce particulière, *Gloxinia hybrida*, il me paraît nécessaire de faire quelques remarques. D'abord, si les cultures *in vitro* apparaissent comme un des moyens les plus efficaces d'améliorer le rendement de la multiplication végétative, il est un autre aspect qu'il faut souligner : il n'est pas rare en effet de constater la présence, parmi les plantes issues de ces cultures, d'individus non conformes ou *variants*. Les variations signalées portent soit sur les caractères phénotypiques, soit sur les capacités de croissance, et semblent liées très souvent à une anomalie du nombre chromosomique (aneuploïdie, polyploïdie) : par exemple, pour le Tabac : JULLIEN, LUTZ (1969), MURASHIGE (1966), C. NITSCH (1971), SACRISTAN et MELCHERS (1969), SYONO et FURUYA (1972), pour le Chou : HORAK (1972), pour le Riz : NISHI et MITSUOKA (1969), pour le Trèfle : G. et A. PELLETIER (1971), pour les orchidées (*Dendrobium*) : M. et T. VAJRA-BHAYA (1972). Mais, il se pourrait que de telles variations ne s'accompagnent pas toujours d'une modification du nombre chromosomique, ce qui rendrait possible l'utilisation des cultures de tissus comme source de géniteurs nouveaux. Il est clair qu'il faudra faire la preuve que les caractères observés sont susceptibles d'être transmis par voie sexuée et, donc, ne résultent pas d'un effet passager du milieu de culture ou des substances de croissance.

Si maintenant on s'interroge d'une façon plus approfondie sur l'organogenèse de bourgeons, il est évident que l'étude présentée n'apporte aucun fait nouveau pour la compréhension d'un événement aussi complexe. En dépit de leur utilité, il en est de même pour de nombreux autres travaux de ce type, à propos desquels on peut facilement constater que chaque substance de croissance a un effet qui dépend de l'espèce, du cultivar ou même de l'organe, ce qui rend incertaine l'expérimentation et ne simplifie pas l'explication. Il faut donc maintenant trouver d'autres voies de recherches si l'on veut approfondir les connaissances sur le contrôle de l'organisation *de novo* d'un organe ou encore, ce qui est peut-être le plus intéressant, d'embryons somatiques. Notons qu'actuellement, si on ne met pas en doute l'existence de gènes spécifiques impliqués dans l'organogenèse, on ignore tout de leur nombre ainsi que de leurs produits. Il est en effet à peu près certain que les substances de croissance exogènes agissent *via* le génome, en débloquent et (ou) en amplifiant certaines séquences dans les cellules banales différenciées mises en culture, séquences naturellement silencieuses au cours du développement d'un végétal. Les substances de croissance ne semblent pas devoir être considérées en elles-mêmes comme des

« organisateurs » ; on peut donc suggérer que l'étude des caractéristiques de la transmission de l'aptitude à la néoformation de bourgeons (par exemple) pour des croisements bien choisis constituerait une manière nouvelle d'aborder les mécanismes fondamentaux de l'organogenèse. C'est un travail que nous tentons de mettre en route avec une espèce horticole dont la génétique est bien connue et pour laquelle il est facile d'obtenir des lignées d'une grande pureté, la Tomate.

Mais il est un autre résultat qui doit retenir l'attention : les tissus superficiels (épiderme et assise sous-épidermique) ont souvent une aptitude au bourgeonnement plus grande que les tissus profonds (BIGOT, 1974 *a* et *b*) ; même, dans certains cas, seules quelques cellules épidermiques différenciées ont la capacité de révéler une aptitude au bourgeonnement en présence ou non de stimulateurs hormonaux (*Begonia rex* ; BIGOT, 1970 et 1971).

L'hypothèse peut être émise qu'au cours de la différenciation, certaines capacités cellulaires ou certains repères essentiels pour le bourgeonnement, pourraient être « effacés » dans certains tissus et ne seraient pas retrouvés lors du rajeunissement obtenu *in vitro* après réactivation mitotique. En s'appuyant sur les résultats signalés ci-dessus, il n'est pas utopique d'imaginer que l'analyse de la physiologie de deux types de cultures (issus de la même plante) ayant ou n'ayant plus la capacité de bourgeonner, puisse être la source de renseignements nouveaux.

Il nous a semblé nécessaire d'exprimer ces quelques points de vue, en conclusion, pour bien montrer l'importance de poursuivre des études sur les conditions de l'organogenèse et la nécessité de trouver d'autres voies d'investigation, car rien n'est vraiment connu sur les mécanismes fondamentaux qui dirigent la formation d'un organe, ni d'ailleurs sur ceux qui provoquent l'apparition d'une plante non conforme. Aussi bien, il est peu probable que l'agronomie n'ait pas à profiter de telles recherches.

Reçu pour publication en octobre 1974.

SUMMARY

IN VITRO ORGAN CULTURE OF GLOXINIA HYBRIDA AS A MEANS OF VEGETATIVE PROPAGATION

Tissue and organ culture have already provided an effective means for the intensive vegetative propagation of plants in horticulture. In this study, a technique of *in vitro* multiplication of an important glasshouse species, *Gloxinia hybrida*, has been worked out. Among the various organ tried (stems, petioles, leaves, floral peduncles, receptacles and floral pieces), the floral peduncles (and leaf segments to a lesser degree), produced numerous buds relatively easily with the cytokinin 6-benzylaminopurine at 1 or 2 mg/l plus the auxin naphthalene acetic acid at 0.2 or 1 mg/l. The buds thus obtained rooted easily *in vitro* in the presence of indolyl-acetic acid at 0.5 mg/l plus 6-benzylaminopurine (50 µg/l). Several macroelements (MURASHIGE and SKOOG, WHITE, LIN et STABA, KNOP) and other hormones have been used and their results were compared. The axillary buds separated from new plants developed in the same conditions (increasing the effectiveness of this method). The rooted plants have continued their growth first on sterilized vermiculite in flasks, then in pots placed in the glasshouse (if they were carefully protected from dessication by a plastic film) and flowered two to three months after placing in the glasshouse. No morphological difference with the mother plants has been observed ; tuberisation of the plants after flowering is normal. This results thus constitutes a new example of the possibility to produce entire plants from differentiated organs cultured *in vitro* as the result of the combined action of cytokinins and auxins.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- AFANASSIEVA A., 1960. Processus de régénération à partir de tissu de feuilles de *Gloxinia* (en russe). *Tr. Inst. Genet. Akad. Nauk. S. S. S. R.*, **27**, 264-279.
- BIGOT C., 1971 a. Position privilégiée des noyaux des cellules épidermiques donnant naissance aux bourgeons épiphylls d'un clone de *Begonia rex*. *C. R. Acad. Sci.*, Paris, sér. D, **271**, 1526-1529.
- BIGOT C., 1971 b. *Analyse de quelques facteurs du bourgeonnement sur des fragments foliaires, en particulier chez un clone de Begonia rex PUTZ.* Thèse de Doctorat d'État, C. N. R. S., n° AO 6333, Fac. Sci. Clermont-Ferrand, 274 p.
- BIGOT C., 1974 a. Comparaison des aptitudes pour le bourgeonnement de tissus superficiels et de tissus profonds cultivés *in vitro*. Cas de la tige d'un lis hybride, cultivar « Enchantment. ». *C. R. Acad. Sci.* Paris, sér. D, **278**, 1027-1030.
- BIGOT C., 1974 b. Comparaison des aptitudes pour le bourgeonnement de tissus superficiels et de tissus profonds cultivés *in vitro*. Cas de la tige d'*Atropa belladonna* L. *C. R. Acad. Sci.*, Paris, sér. D, **279**, 743-746.
- BIGOT C., 1974 c. Comparisons of bud forming potential *in vitro* of separated external and internal tissues. *3rd Intern. Congr. Plant Tissue and Cell Cult.*, Leicester, Abstracts n° 164.
- DE LANGHE E., DEBERGH P., VAN RIJK R., 1974. *In vitro* culture as a method for vegetative propagation of *Euphorbia pulcherrima*. *Z. Pflanzenphysiol.*, **71**, 271-274.
- DURAND J., POTRYKUS I., DONN G., 1973. Plantes issues de protoplastes de *Petunia*. *Z. Pflanzenphysiol.*, **69**, 26-34.
- FRIDBORG G., 1971. Growth and organogenesis in tissue cultures of *Allium cepa* var. *proliferum*. *Physiol. Plant.*, **25**, 436-440.
- HARADA H., 1973. Differentiation of shoots, roots and somatic embryos in *Asparagus* tissue culture. *EUCARPIA*, 4^e réunion sur la sélection de l'Asperge, Versailles, 163-170.
- HORAK J., 1972. Ploidy chimeras in plants regenerated from the tissue culture of *Brassica oleracea* L. *Biol. Plant.*, **14**, 423-426.
- JULLIEN M., 1969. Laboratoire de Physiologie pluricellulaire (Communication personnelle à propos de *Nicotiana tabacum* L.).
- LUTZ A., 1969. Étude des aptitudes morphogénétiques de culture de tissus. Analyse par la méthode des clones d'origine unicellulaire. *Rev. gen. Bot.*, **76**, 309-359.
- MARGARA J., 1969. Étude préliminaire des facteurs de la néoformation de bourgeons chez le chou-fleur (*Brassica oleracea* L., var. *botrytis*). *C. R. Acad. Sci.*, Paris, sér. D, **268**, 686-688.
- MOREL G., MARTIN C., 1955. Guérison de plantes atteintes de maladies à virus par culture de méristèmes apicaux. *Internat. Hort. Congr. the Hague*, Scheveningen, 303-310.
- MOREL G., 1960. Producing virus free cymbidiums. *Amer. Orch. Soc. Bull.*, **29**, 495-497.
- MURASHIGE T., SKOOG F., 1962. A revised medium for rapid growth and bioassay with tobacco tissue cultures. *Physiol. Plant.*, **15**, 473-497.
- MURASHIGE T., NAKANO R., 1966. Tissue culture as a potential tool in obtaining polyploid plants. *J. Hered.*, **57**, 114-118.
- NISHI T., MITSUOKA S., 1969. Occurrence of various ploidy plants from anther and ovary culture of rice. *Jap. J. Genet.*, **44**, 341-346.
- NITSCH C., 1971. Transformations génétiques obtenues au moyen de cultures *in vitro*. *C. R. 96^e Congrès national des Sociétés Savantes*, Toulouse. *Sciences*, T. **4**, 375-386.
- NORREEL B., NITSCH J. P., 1968. La formation d'embryons végétatifs chez *Daucus carota* L. *Bull. Soc. bot. Fr.*, **115**, 501-514.
- PELLETIER G., PELLETIER A., 1971. Culture *in vitro* de tissus de Trèfle blanc (*Trifolium repens*) : variabilité des plantes régénérées. *Ann. Amélior. Plantes*, **21**, 221-233.
- PILLAI S. K., HILDEBRANDT A. C., 1969. Induced differentiation of *Geranium* plants from undifferentiated callus *in vitro*. *Amer. J. Bot.*, **56**, 52-58.
- RAO P. S., HANDRO W., HARADA H., 1973. Hormonal control of differentiation of shoots, roots and embryos in leaf and stem cultures of *Petunia inflata* and *Petunia hybrida*. *Physiol. Plant*, **28**, 458-463.
- SACRISTAN M. D., LUTZ A., 1970. Étude du nombre chromosomique sur des plantes d'origine unicellulaire. *C. R. Acad. Sci.*, Paris, sér. D, **270**, 1334-1336.
- SACRISTAN M. D., MELCHERS G., 1969. The cytological analysis of plants regenerated from tumorous and other callus cultures of Tobacco. *Mol. gen. Genet.*, **105**, 317-333.
- SKOOG F., 1971. Aspects of growth factor interactions in morphogenesis of Tobacco tissue cultures. *Colloques internationaux C. N. R. S. Les cultures de tissus de plantes*, n° 193, 115-135.
- SYONO K., FURUYA T., 1972. Abnormal flowers formation of Tobacco plants regenerated from callus cultures. *Bot. Mag. Tokyo*, **85**, 273-284.

- VAJRABHAYA M., VAJRABHAYA T., 1972. Variations of *Dendrobium* arising in meristem propagation. *7th World Orchid Conference*, Medellin, Colombia (in press).
- WIMBER D. D., 1963. Clonal multiplication of cymbidium through tissue culture of the shoot meristem. *Amer. Orch. Soc. Bull.*, **32**, 105-107.
- ZIV M., HALEVY A. H., SHILO R., 1970. Organs and plantlets regeneration of *Gladiolus* through tissue culture. *Ann. Bot.*, **34**, 671-676.
-

UN NOUVEAU MUTANT DE NANISME CHEZ LE PÊCHER

R. MONET et G. SALETTES

*Station d'Arboriculture fruitière,
Centre de Recherches de Bordeaux, I. N. R. A.,
Domaine de la Grande Ferrade,
33140 Pont de la Maye*

RÉSUMÉ

Une nouvelle forme naine du Pêcher est décrite avec son comportement génétique et cytologique.

Le déterminisme de ce caractère peut être attribué à une mutation génique. Les auteurs proposent les symboles *N* pour désigner l'allèle normal et *n* l'allèle muté responsable de l'anomalie.

INTRODUCTION

Le nanisme chez le Pêcher est connu depuis très longtemps. Selon LEROY (1879) le Pêcher « Nain d'Orléans » décrit par DUHAMEL du MONCEAU (1768) était déjà répertorié par LIGIER en 1714. LEROY décrit dans sa pomologie deux autres formes naines : le « Nain Aubinel » et le « Nain Daguin ». Mais tous ces types ont disparu et aucune étude génétique n'existe à leur propos.

Plus tard, CONNORS (1920) mentionne l'apparition d'individus demi-nains dans un semis provenant de l'autofécondation d'« Elberta ». De plus, sur cette variété, serait apparu un mutant somatique qui, multiplié par greffage, donne des arbres demi-nains, ces derniers donnant à leur tour en pollinisation libre, des arbres demi-nains et nains ; CONNORS conclut que ce caractère est récessif. C'est la première tentative d'étude génétique d'une forme de nanisme chez le Pêcher.

LAMMERTS (1945) a étudié le mode de transmission génétique de deux mutants de nanisme.

Le premier est issu de la variété « Chinese Dwarf ». En croisant cette variété avec une variété normale, il obtient des hybrides normaux, mais en deuxième génération réapparaissent des arbres nains en proportions mendéliennes 3 : 1. Ce nanisme

est donc monogénique et récessif ; LAMMERTS lui affecte le symbole génotypique $dw\ dw$.

D'un point de vue pratique, on retrouve le nanisme hérité de « Chinese Dwarf » chez la variété « Bonanza » distribuée par de nombreux pépiniéristes (fig. 1).



FIG. 1. — Nanisme de type « Bonanza », arbre âgé de 4 ans
On distingue nettement les entrenœuds courts de cet arbre

Le deuxième type nain étudié par LAMMERTS est originaire de la variété « Babcock ». Celle-ci donne par autofécondation des arbres normaux et des arbres buissonnants à entrenœuds courts et à branches « épaissies ». Sur 329 plants de semis, LAMMERTS obtient 308 arbres normaux et 21 arbres en buisson ; c'est une disjonction bigénique 15 : 1 ; le génotype mutant sera symbolisé par bu_1 , bu_1 , bu_2 , bu_2 .

Nous avons autofécondé la variété « Robin » qui résulte d'un croisement entre « Babcock » et « May Flower ». Le semis réalisé à partir de ces graines autofécondées nous a donné des arbres normaux et des arbres dont le port est à la fois buissonnant (entrenœuds courts) et érigé. Ces arbres possèdent certainement le gène muté issu du parent « Babcock » car le parent « May Flower » autofécondé ne nous a jamais donné d'arbre en buisson. La figure 2 représente l'un de ces phénotypes.

Le caractère nain dont nous allons présenter l'étude maintenant ne se rattache à aucun de ceux dont LAMMERTS a donné l'interprétation génétique. Nous étudierons son mode de transmission héréditaire, puis nous en aborderons l'aspect cytologique.

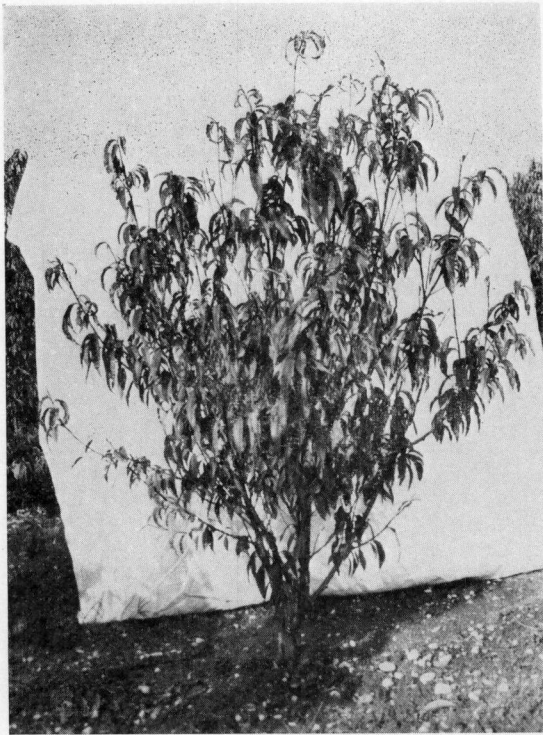


FIG. 2. — Autofécondation à caractère nain de la variété « Robin »
On notera le port érigé de l'arbre

I. — ORIGINE ET ÉTUDE GÉNÉTIQUE DU MUTANT

Ce caractère est apparu dans une génération F_2 issue du croisement de deux variétés de Pêcher à phénotype normal : GF 305 $\times$ S. 300. Les principaux résultats génétiques observés sur ce croisement ont déjà été publiés (MONET, 1967).

Un arbre de cette génération F_2 , l'arbre immatriculé A 72 (fig. 3) présentait un port compact, buissonnant, demi-nain, qui le singularisait dans la famille. Son feuillage vert sombre s'apparentait à celui que l'on rencontre chez toutes les formes naines du Pêcher.

Cependant, par ses autres caractères (nectaires foliaires, type de fruit) il appartenait bien à la famille et ne pouvait être considéré comme une impureté.

L'indexage de cet individu ayant été négatif, nous avons pensé que son aspect ne pouvait être imputable à une virose mais avait une origine génétique. Pour contrôler cette hypothèse, nous avons autofécondé l'arbre A 72 en 1967 puis en 1970 et 1971.

Parmi les descendants ainsi obtenus, on observe trois phénotypes : des arbres ayant le port normal du Pêcher, des arbres demi-nains identiques au parent A 72, enfin des arbres nains.

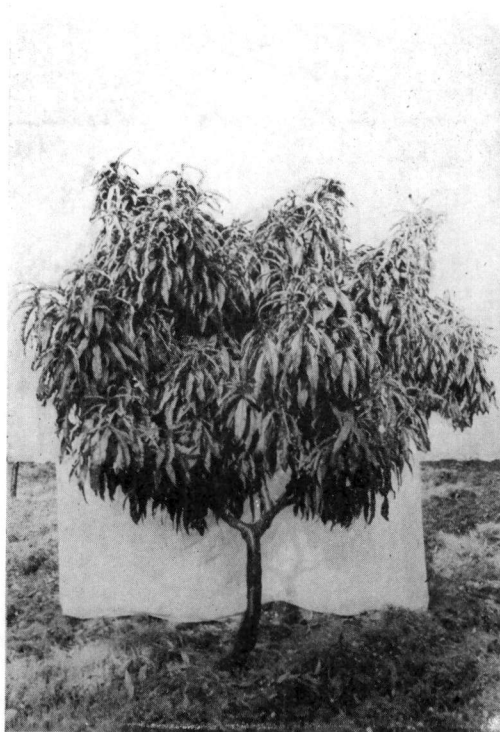


FIG. 3. — Aspect de l'arbre A 72 greffé, âgé de 4 ans

Le sujet A 72 était donc hétérozygote pour le caractère considéré.

Les disjonctions observées sont consignées dans le tableau I. Elles sont en accord avec une disjonction mendélienne monogénique avec dominance incomplète.

TABLEAU I

Répartition des phénotypes obtenus par autofécondation de A 72

	1967		1970		1971		Total	Valeurs théoriques disjonction 1-2-1
Normal	14	13,8	4	3,2	8	8,9	26	24,0
Demi-nain	22	22,8	5	5,3	16	14,7	43	48,0
Nain	15	14,3	3	3,3	9	9,2	27	24,0
TOTAL	51		12		33		96	96,0

Test d'homogénéité : χ^2 calculé = 0,517 non significatif au seuil 5 p. 100,
 χ^2 0,05 = 9,49 pour 4 degrés de liberté.

En italique : chiffres théoriques.

Les trois phénotypes s'individualisent très tôt (fig. 4). Deux mois après la germination de la graine, l'arbre normal présente des anticipés ce qui n'est pas le cas de celui qui aura un port en buisson ; ce dernier possède en outre des entrenœuds un peu plus courts. Le phénotype nain n'a qu'une croissance très faible ; après cinq ans de croissance sa hauteur n'excédera pas 20 cm et, de plus, il ne donnera pas de fleurs (la période juvénile chez un pêcher normal cesse à trois ans).



FIG. 4. — Aspect des trois phénotypes que l'on observe dans la descendance en autofécondation de A 72

A gauche, le phénotype normal ; au centre, le phénotype demi-nain qui à l'état adulte sera le même que celui de l'arbre A 72 ; à droite, le phénotype nain

II. — ÉTUDE CYTOLOGIQUE DU MUTANT

Les observations cytologiques réalisées à différentes reprises, tant sur l'individu original A 72 que sur ses descendants ayant même phénotype, révèlent la présence d'anomalies méiotiques dont la plus fréquente est l'existence de ponts chromatidiques sans fragments, en anaphase I. Le filament de chromatine étirée montre une masse chromosomique assez importante.

Les ponts, le plus souvent au nombre de un, deux ou plus rarement trois, peuvent résulter d'un arrêt de la terminalisation ; pourtant si celle-ci est relativement faible jusqu'en métaphase I, on n'a jamais noté de tels ponts chez les variétés normales.

Aussi est-il tentant de supposer que cette terminalisation anormale résulte soit d'une mutation génique conduisant à une déficience enzymatique, affectant par ailleurs la croissance, soit de la présence de segments différentiels consécutifs à des remaniements structuraux.

L'absence de fragments et le nombre de ponts observés semblent éliminer l'hypothèse de la présence d'une inversion.

Outre ces ponts, on note également :

- la présence assez fréquente de deux univalents, fait rare chez les pêcheurs normaux,
- l'existence dans quelques cellules d'un chromosome ou fragment important supplémentaire,
- de cellules contenant deux stocks chromosomiques formant, parfois, deux plaques métaphasiques,
- quelques pentades remplaçant la tétrade habituelle,
- enfin la formation très rare d'un tétravalent ou d'un trivalent et d'un univalent.

Ce dernier point pourrait être en faveur de la présence d'une translocation à l'état hétérozygote. Un tel remaniement peut, en effet, déterminer une mutation par « effet de position » et expliquerait la disjonction 1-2-1, observée après autofécondation de l'individu A 72 ; ou bien encore, il pourrait être combiné à une mutation récessive comme cela est connu chez l'Orge. Ces situations sont cependant exceptionnelles chez les végétaux.

Compte tenu de l'ensemble des anomalies méiotiques observées, et en l'absence de données cytologiques plus précises, nous sommes tentés d'accorder plus de crédit à la première hypothèse avancée, à savoir : présence d'une mutation génique qui, par le biais d'une déficience enzymatique unique, aurait des effets sur l'élongation cellulaire d'une part et sur le déroulement de la méiose d'autre part.

CONCLUSIONS

La forme de nanisme que nous venons de décrire pourrait être rapprochée de celle signalée par CONNORS (1920) sur « Elberta », mais les quelques lignes que cet auteur y consacre ne permettent pas de se faire une idée de l'aspect réel qu'avait ce mutant, ni de son déterminisme génétique puisque, ne contrôlant pas les pollinisations, CONNORS ne peut observer les disjonctions de la F_2 et se contente d'affirmer que le caractère est récessif.

Bien que l'étude cytologique laisse subsister quelques doutes sur l'origine du caractère : mutation génique ou mutation chromosomique, nous pensons que la mutation génique explique le plus simplement possible l'anomalie et nous proposons de la symboliser par N pour l'allèle normal et n pour l'allèle muté. Les trois formules génotypiques seraient donc NN pour le type normal, Nn pour l'arbre A 72 et nn pour les arbres nains.

Ainsi, dans le cas du Pêcher, trois types de nanisme peuvent être jusqu'à présent répertoriés :

- le nanisme provenant de « Chinese Dwarf », récessif et monogénique, symboles Dw , dw ;
- le nanisme provenant de « Babcock », récessif et bigénique, symboles Bu_1 , bu_1 , Bu_2 , bu_2 ;
- le nanisme provenant de « A 72 » à dominance incomplète et monogénique, symboles N , n .

D'un point de vue pratique, nous nous proposons de voir si « A 72 » utilisé comme porte-greffe, peut avoir un effet nanisant. Si cet effet nanisant n'apparaissait pas, il serait tout de même possible, mais à plus longue échéance, d'utiliser en hybridation ce génotype, en vue de l'obtention de variétés compactes.

Reçu pour publication en novembre 1974.

REMERCIEMENTS

Nous remercions MM. DOAZAN et POISSON pour l'aide qu'ils nous ont apportée dans la rédaction de ce travail.

SUMMARY

A NEW MUTANT FOR DWARFING IN PEACH

The genetic and cytologic study of a new type of dwarfing in peach is made. The pattern of transmission of this character is monogenic with incomplete dominance. The suggested symbols are : N for the normal allele and n for the dwarfing one.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- CONNORS C. H., 1920. Peach breeding. A summary of results. *Proc. Amer. Soc. hort. Sci.*, **17**, 108-115.
DUHAMEL DU MONCEAU, 1768. *Traité des arbres fruitiers*, tome II.
LAMMERTS W. E., 1945. The breeding of ornamental edible peaches for mild climates. I. Inheritance of tree and flower characters. *Amer. J. Bot.*, **32**, 53-61.
LEROY A., 1877. *Dictionnaire de pomologie*, tome VI, 175-177.
MONET R., 1967. Contribution à l'étude génétique du Pêcher. *Ann. Amélior. Plantes*, **17**, 5-11.
-

INFORMATIONS

INSTITUT PASTEUR, PARIS
ENSEIGNEMENTS 1975-1976

Ces enseignements sont du niveau post-universitaire. Ils sont destinés aux diplômés des Facultés des Sciences, de Médecine, de Pharmacie et aux anciens élèves des grandes Écoles. Toutefois, des étudiants en fin de scolarité pourraient être également admis dans la mesure des places disponibles.

I. — ENSEIGNEMENTS GÉNÉRAUX

Cours de Microbiologie systématique

Généralités — Techniques bactériologiques — Étude des divers groupes de bactéries d'intérêt médical.

Généralités — Techniques virologiques — Étude des divers groupes de virus d'intérêt médical.

Plein temps, sauf le samedi après-midi, de fin septembre à début mars.

Cours d'Immunologie générale

Enseignement intégré théorique et pratique d'Immunologie moléculaire et cellulaire, faisant une large place à l'acquisition des méthodes.

Antigènes : Spécificité — Réactions antigènes-anticorps et bases de l'Immunochimie quantitative — Immunogénicité.

Immunoglobulines : Structure — Déterminisme génétique.

Réponse immunitaire : Cellules impliquées dans la réponse humorale — Réponse à médiation cellulaire.

Plein temps, sauf le samedi, de mars à début juin.

Cours de Microbiologie générale

Première partie (22 septembre-fin décembre) : Anatomie fonctionnelle des bactéries — Physiologie microbienne — Fonction du gène et mutations — Échanges génétiques — Bactériophages.

Deuxième partie (début janvier-début mars) : Structure et physiologie des cellules eucaryotes — Anatomie structurale et biochimique des virus — Réplication des virus à ARN et à ADN — Génétique des virus — Virus oncogènes.

Plein temps sauf le samedi. Les candidats peuvent demander l'inscription soit à l'une, soit à l'autre, soit aux deux parties.

Cours d'Immunologie approfondie

Enseignement apportant l'ensemble des données fondamentales du programme du cours d'Immunologie générale. La participation active des élèves se concrétisera par la présentation de séminaires, par la préparation, la réalisation et la discussion de travaux pratiques. Une large part sera faite aux aspects génétiques, moléculaires et cellulaires de la réponse immunitaire

Plein temps, sauf le samedi, de mars à fin juin

II. — ENSEIGNEMENTS SPÉCIALISÉS

Cours de Microbiologie du sol

Bactéries responsables des cycles biologiques du carbone, de l'azote et des principaux éléments minéraux — Population du sol — Interactions des micro-organismes entre eux et avec les plantes — Facteurs édaphiques et climatiques — Humus et humification.

Plein temps, septembre : 3 semaines. Enseignement dispensé à l'Institut national agronomique avec la collaboration de la Chaire de Microbiologie de cet organisme.

Cours de Mycologie médicale

Champignons pathogènes pour l'homme et les animaux : Morphologie, Physiologie, Biochimie, Écologie. Mycoses : Clinique, Diagnostic biologique, Histopathologie, Immunologie, Antifongique.

Tous les après-midi, sauf le samedi et le matin deux fois par semaine (fin septembre à fin octobre).

Cours d'Initiation à la Recherche en Épidémiologie des Maladies transmissibles

Disciplines biologiques — Disciplines écologiques — Disciplines expérimentales — Disciplines mathématiques : statistique, informatique, biomathématique.

Tous les après-midi, sauf le samedi. Durée 3 mois. Cet enseignement n'est plus dispensé qu'un an sur deux. Prochain cours durant l'année universitaire 1976-1977. Dates précisées ultérieurement.

*Cours sur la Physiologie, la Génétique, l'Écologie
de la Résistance aux Agents anti-microbiens*
(A. E. A. de l'Université René-Descartes, Paris,
U. E. R. Necker, Enfants Malades)

Biochimie et Génétique de la Résistance microbienne — Rôle des Plasmides de Résistance dans l'Écologie microbienne.

Tous les après-midi, sauf le samedi, du 10 au 29 novembre 1975. Séminaires hebdomadaires. Ce cours est dispensé une année sur deux.

Cours d'Immunologie des Infections bactériennes et virales

Phénomènes immunitaires dans les infections bactériennes et virales — Modèles d'applications au diagnostic — Pathologie de l'immunité anti-infectieuse.

Plein temps, sauf le samedi, de mi-juin à mi-juillet.

Cours d'Immuno-Hématologie d'Immuno-Pathologie médicales

Immuno-hématologie (érythrocytaire, leucocytaire et sérique) — Immuno-pathologie des affections thyroïdiennes, gastriques, musculaires, rénales, hépatiques et des collagénoses.

Plein temps, sauf le samedi après-midi (juillet : 4 semaines).

III. — ENSEIGNEMENTS MÉTHODOLOGIQUES

Cours de Cultures cellulaires appliquées à la Virologie

Méthodes de cultures cellulaires appliquées à l'étude des virus — Différents types de cultures cellulaires (cellules primaires, de lignée continue, etc.) — Isolement des virus — Différentes méthodes d'identification — Titrage des virus — Principales applications pratiques de ces méthodes.

Plein temps, sauf le samedi après-midi (novembre : 2 semaines).

Nombre d'élèves : 20.

Cours de Microscopie électronique

Aspects physiques de la formation de l'image — Dispositifs — Méthodes de préparation des objets — Photomicrographie — Autoradiographie — Mesures — (Options : cryodécapage, microscopie électronique à balayage).

Plein temps, sauf le samedi (mars : 2 semaines).

Nombre d'élèves : 8.

Cours sur l'Immunofluorescence et les Réactions immunoenzymatiques

Session : Application aux recherches en Biologie et en Pathologie.

Plein temps (mai : 6 journées).

Nombre d'élèves : 16.

Session : Purification et marquage des anticorps, pratique des réactions.

Plein temps (mai : 9 journées).

Nombre d'élèves : 16.

Le nombre de places étant limité, il convient de déposer les candidatures plusieurs mois à l'avance. Les dates de ces cours sont susceptibles de modifications d'une année à l'autre. Les candidats retenus en seront informés en temps voulu.

Les demandes de renseignements et les candidatures doivent être adressés au :

Secrétariat Général des Enseignements,
Institut Pasteur — 28, rue du Docteur - Roux,
75015 Paris

RECOMMANDATIONS AUX AUTEURS

Le manuscrit doit être dactylographié sur papier format $21 \times 29,7$, avec un double interligne, au recto seulement. Chaque page sera numérotée et des feuilles *séparées* seront utilisées pour les références bibliographiques, les tableaux, les légendes des figures et graphiques, etc.

Au début de chaque mémoire, on indiquera : — le titre du mémoire ; il ne devra pas comporter d'abréviations ni de formules chimiques (sauf pour les isotopes) ; — le nom des auteurs, précédé des initiales du prénom pour les hommes, du prénom complet pour les femmes ; — le nom des techniciens ayant collaboré à l'étude relatée, précédé de la mention : avec la collaboration technique de... ; le nom de l'établissement, dans lequel ont été effectuées les recherches et son adresse.

Les mémoires seront rédigés, autant que possible, d'après le plan ci-dessous :

a) *résumé* (250 mots max.) suffisamment précis pour que sa lecture renseigne sur la nature du travail et son importance ; b) *introduction* dans laquelle on indique l'objet des recherches entreprises en relation avec les travaux déjà effectués dans le domaine ; c) *techniques expérimentales et matériel utilisé*, en donnant, sous une forme concise, tous les détails nécessaires pour que le lecteur puisse répéter les expériences ; d) *résultats*, à présenter de la manière la plus brève possible ; e) *discussion et conclusion* ; f) *titre et résumé* en anglais ou destiné à être traduit en anglais comportant une analyse complète de l'article ; g) *remerciements* pour les collaborations, les fonds, les dons... ; h) *références bibliographiques*.

Les travaux originaux en anglais doivent présenter la même composition que les mémoires rédigés en français, mais ils comportent obligatoirement un résumé français *très complet*. Les figures, graphiques, tableaux et photographies seront sous-titrés en français.

Pour les autres documents (notes, mises au point, revues, rapports, etc.), l'auteur devra suivre un plan logique et le mettre en évidence par une titration appropriée.

Les références bibliographiques doivent être citées dans le texte de la manière suivante : (DUPONT et DUVAL, 1954). Lorsque la référence comporte plus de trois auteurs, seul le premier sera mentionné, suivi de *et al.* A la fin de l'article, les références constituant la bibliographie doivent être citées par ordre alphabétique des noms d'auteurs, et par ordre de dates pour un même auteur.

Pour les articles : le (s) nom (s) de (s) auteur (s) suivi (s) des initiales du (des) prénom (s) ; la date de parution de l'article ; le titre de l'article (dans la langue originale pour l'allemand, l'anglais, l'italien, l'espagnol et en français dans tous les autres cas, avec indication entre parenthèses de la langue d'origine, sauf si l'auteur étranger a sous-titré dans l'une des quatre langues mentionnées) : le titre du périodique en abrégé, selon la *World List of Scientific Periodicals*, ou le *Bulletin Signalétique du C. N. R. S.* ; le volume, la première et la dernière page de l'article.

Pour les ouvrages : le nom de l'auteur avec les initiales du prénom ; la date de l'édition ; le titre complet de l'ouvrage dans la langue originale, sans abréviations (pour les langues utilisant des alphabets autres que l'alphabet latin, la traduction du titre sera donnée entre parenthèses, avec mention de la langue d'origine) ; le volume ; la première et la dernière page du paragraphe se rapportant aux résultats discutés, et, si l'on cite l'ouvrage en entier, le nombre de volumes et le nombre total de pages ; le numéro de l'édition s'il y en a plusieurs ; le nom de l'éditeur ; le lieu de l'édition. Si l'ouvrage est collectif, on indiquera en plus le nom de l'auteur du chapitre cité, le nom des rédacteurs principaux, précédé de la mention « in », le titre de l'ouvrage.

La mention de « communications personnelles » ou « données non publiées » etc. doit être faite entre parenthèses. Lorsque l'auteur a relevé une référence dans une revue d'« Abstracts », le mentionner à la fin de la référence, entre parenthèses.

Les tableaux, dessins, graphiques, cartes, photographies, doivent être fournis à part. Les tableaux et figures doivent faire l'objet de deux numérotations distinctes, en chiffres arabes l'une et l'autre.

Les auteurs peuvent disposer leurs tableaux soit dans le sens de la largeur de la revue, soit dans le sens de la longueur. Dans le sens de la largeur, le total des signes et des espaces disponibles est de 100. Dans le sens de la longueur, il est de 155. Les tableaux en longueur, c'est-à-dire ceux pouvant disposer de 155 signes, ne seront admis que s'ils comprennent plus de 8 lignes de chiffres, de manière qu'une page entière de la revue ne soit pas occupée par un tableau très long et très étroit. Les graphiques ne doivent pas faire double emploi avec les tableaux.

Les légendes et les énoncés des graphiques et dessins doivent être dactylographiés sur une même feuille séparée et porter les numéros des figures.

Les graphiques, schémas, cartes, dessins d'appareils seront envoyés soit à l'état définitif soit à l'état de projets, leur exécution définitive étant confiée au Bureau de Dessin de l'I. N. R. A. Seules deux réductions à l'impression sont admises : soit $\times 0,5$, soit $\times 0,25$.

Il est rappelé que le format utile des *Annales* est : $12,5 \times 19$ cm ; ces dimensions ne doivent pas être dépassées.

Photographies : Il est recommandé de fournir des épreuves bien contrastées sur papier blanc, et de préférence en format 9×12 . Si les photographies doivent être associées pour constituer des planches, on adoptera les normes suivantes : 2 photos : 9×12 ; 4 photos : $9 \times 5,5$; 6 photos : $5,5 \times 5,5$. Dans ce cas, chaque photo devra porter un numéro en chiffres arabes visible après clichage.

Les légendes des photographies doivent être dactylographiées sur une même feuille séparée et porter les numéros des figures.

Il est demandé d'indiquer sur le manuscrit, dans la marge, en regard du texte, l'emplacement souhaité des tableaux et figures.

Envoi du manuscrit : M. RIVES ; Centre de Recherches de Bordeaux, 33140 Pont de la Maye, France. On demande deux exemplaires.

Correction des épreuves : les épreuves que les auteurs recevront à corriger sont à retourner, après correction, à cette même adresse.

INSTITUT NATIONAL DE LA RECHERCHE AGRONOMIQUE

PÉRIODIQUES

TARIF DES ABONNEMENTS POUR 1975	France	Étranger	Le N°
ANNALES AGRONOMIQUES, 6 n°s par an	225 F	246 F	45 F
ANNALES DE L'AMÉLIORATION DES PLANTES, 4 n°s par an	175 F	194 F	55 F
ANNALES DE PHYTOPATHOLOGIE, 4 n°s par an	200 F	220 F	70 F
ANNALES DE ZOOLOGIE-ÉCOLOGIE ANIMALE, 4 n°s par an	200 F	220 F	70 F
ANNALES DE ZOOTECHNIE, 4 n°s par an	200 F	220 F	70 F
ANNALES DE TECHNOLOGIE AGRICOLE, 4 n°s par an	175 F	194 F	55 F
ANNALES DE BIOLOGIE ANIMALE, BIOCHIMIE, BIOPHYSIQUE 4 n°s par an	225 F	246 F	75 F
ANNALES DES SCIENCES FORESTIÈRES, 4 n°s par an	175 F	194 F	55 F
ANNALES DE GÉNÉTIQUE ET DE SÉLECTION ANIMALE, 4 n°s par an	200 F	220 F	70 F
ANNALES DE RECHERCHES VÉTÉRINAIRES, 4 n°s par an	200 F	220 F	70 F
ANNALES D'HYDROBIOLOGIE, 2 n°s par an	105 F	116 F	70 F

APIDOLOGIE, 4 n°s par an — Abonnement : France : 50 F
Étranger sauf R. F. A. : 60 F
— Le numéro : France : 15 F
Étranger sauf R. F. A. : 20 F

DERNIERS OUVRAGES PARUS

Carte pédologique de France au 1/100 000. Toulon-P 23 et notice explicative, par J. Portier. 107 p. et une carte, 1974	53,50 F
Journées d'information sur l'alimentation azotée des animaux, Paris, 21-22 novembre 1973. 141 p., 1974	25,00 F
L'I. N. R. A. au service des Industries agricoles et alimentaires. Inventaire des Recherches. 266 p., 1974	35,00 F
Symposium international sur la conservation des grains récoltés humides, Paris, 5-10 mars 1973. 762 p., 1973	150,00 F
Le Pois. Étude génétique des caractères, classification, caractéristiques variétales portant sur les variétés inscrites au catalogue officiel français, par R. Cousin. 111 p. et 140 fiches, 1974	150,00 F
Contribution à l'étude de la Faune de France. Systématique de la tribu des Scymnini (Coccinellidae), par J. M. Gourreau. 223 p., 1974	85,00 F
Les arbres et arbrisseaux acclimatés en région méditerranéenne française. Catalogue commenté, par P. Augé, P. Allemand, R. Hamès. 144 p., 1973	58,85 F
Colloque sur l'ovogenèse et la folliculogenèse, Nouzilly, 14-16 déc. 1972. 258 p., 1973	120,00 F
Protoplastes et fusion de cellules somatiques végétales, Versailles, 11-15 septembre 1972. Coédition I. N. R. A. - C. N. R. S. 549 p., 1973	160,50 F
Recherches acridiennes à Madagascar. 262 p., 1972	80,00 F
IV ^e Conférence du groupe international d'étude des virus et des maladies à virus de la vigne, Colmar 16-18 juin 1970. 211 p., 1972	60,00 F
Lombriciens de France, Écologie et Systématique par M.-B. Bouché. 671 p., 1972	150,00 F
III ^e Conférence du Groupe consultatif des Statisticiens forestiers, Jouy en Josas, 7-11 septembre 1970. 332 p., 1972	139,75 F
Symposium international sur le soufre en Agriculture. Versailles, 3-4 décembre 1970. 412 p., 1972	50,00 F

Les demandes d'abonnements et les commandes doivent être adressées au Service des Publications de l'Institut national de la Recherche agronomique, route de Saint-Cyr, 78000 Versailles.
Règlement : par chèque bancaire à l'ordre du Régisseur des Publications de l'I. N. R. A., par virement postal à son compte courant : 9064-43 Paris, sans mentionner d'adresse, ou par bons U. N. E. S. C. O.
Les demandes peuvent être souscrites également par l'intermédiaire des libraires dans les conditions habituelles.
A Paris, bureau de vente: 11, rue Jean-Nicot.

TABLE DES MATIÈRES

A. GALLAIS. — Prévision de la vigueur et sélection des parents d'une variété synthétique..	233
M. TROTET, Françoise DOSBA, G. DOUSSINAULT. — Conséquences d'une attaque de <i>Septoria nodorum</i> (BERK.) sur la formation du grain chez <i>Triticum aestivum</i> (L.) et chez <i>Aegilops ventricosa</i> (TAUSCH.). Incidences en sélection.....	265
J.-C. AUTRAN, A. BOURDET. — L'identification des variétés de Blé: établissement d'un tableau général de détermination fondé sur le diagramme électrophorétique des gliadines du grain	277
Indra Sen SINGH. — Induced pollen sterility in <i>Petunia</i> . Mode of inheritance and tapetal behavior (<i>Stérilité pollinique induite chez le Pétunia. Modalités héréditaires et comportement du tapis</i>)	303
R. BERNHARD, E. GERMAIN. — Analyse du mode d'action de porte-greffes vigoureux: cas des hybrides Amandier × Pêcher, porte-greffes du Pêcher.....	321
C. BIGOT. — Multiplication végétative de <i>Gloxinia hybrida</i> à partir d'organes cultivés <i>in vitro</i>	337
R. MONET, G. SALESES. — Un nouveau mutant de nanisme chez le Pêcher.....	353
Informations	361

CONTENTS

A. GALLAIS. — Prediction of vigour and choice of parents for a synthetic variety.....	233
M. TROTET, Françoise DOSBA, G. DOUSSINAULT. — Results of a <i>Septoria nodorum</i> (BERK.) attack on grain formation in <i>Triticum aestivum</i> (L.) and <i>Aegilops ventricosa</i> (TAUSCH.). Selection incidences	265
J.-C. AUTRAN, A. BOURDET. — The identification of Wheat varieties: the drawing up of a general table of determination based on the electrophoretic diagram of grain gliadins	277
Indra Sen SINGH. — Induced pollen sterility in <i>Petunia</i> . Mode of inheritance and tapetal behavior	303
R. BERNHARD, E. GERMAIN. — Analysis of the effects of vigorous rootstocks illustrated by the case of Almond × Peach hybrids as Peach rootstocks.....	321
C. BIGOT. — <i>In vitro</i> organ culture of <i>Gloxinia hybrida</i> as a means of vegetative propagation	337
R. MONET, G. SALESES. — A new mutant for dwarfing in Peach.....	353
Informations	361

Les Annales de l'Amélioration des Plantes figurent dans Current Contents